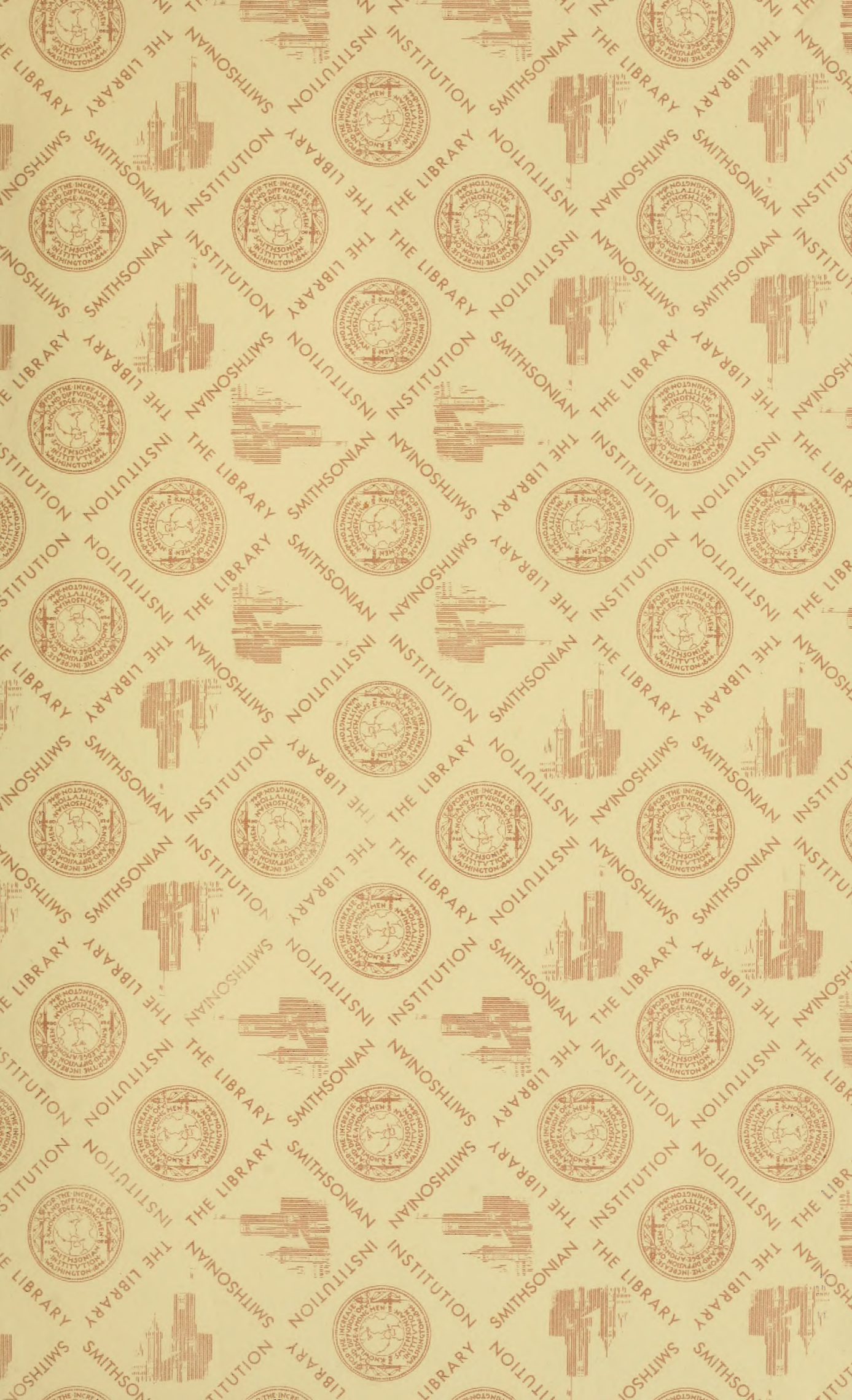
SMITHSONIAN INSTITUTION
THE LIBRARY


SMITHSONIAN INSTITUTION
THE LIBRARY

12 Wesenberg Lund.
QL
596
D9W57
Ent.

Dr. Knab
with compliments
of the author
6346-5

EX LIBRARY OF
FRED'K KNAB
--DIED NOV 2 1918--

Biologische Studien über Dytisciden.

Von

C. Wesenberg-Lund (Hilleröd).

Mit 9 Tafeln und 5 Figuren im Text.

Sonderabdruck aus
Internationale Revue
der gesamten Hydrobiologie
□□□ und Hydrographie □□□

Herausgeber: BJÖRN HELLAND-HANSEN (Bergen), W. A. HERDMAN (Liverpool), G. KARSTEN (Halle), CHARLES A. KOFOID (Berkeley), L. MANGIN (Paris) SIR JOHN MURRAY (Edinburgh), ALBRECHT PENCK (Berlin), E. M. WEDDERBURN (Edinburgh). C. WESENBERG-LUND (Hilleröd), FRIEDR. ZSCHOKKE (Basel)

und R. WOLTERECK (Leipzig-Gautzsch), Redakteur

Verlag von Dr. Werner Klinkhardt, Leipzig

1912

Smithsonian Institution,
252822
National Museum.

Smithsonian Institution
252822
National Museum

EX LIBRARY OF
FREDIK KNAB
DIED NOV 2 1918

[Mitteilungen aus den biologischen Süßwasserlaboratorien Frederiksdal bei Lyngby und Hilleröd (Dänemark), Nr. XIV.]

Biologische Studien über Dytisciden.

Von

C. Wesenberg-Lund (Hilleröd).

Mit 9 Tafeln und 5 Figuren im Text.

Inhalt.

	Seite
Einleitung	1
Kapitel I. Biologie der dänischen Dytisciden	10
Kapitel II. Allgemeine biologische Beobachtungen und Bemerkungen	57
Kapitel III. Über die Respiration der Dytisciden	88
Kapitel IV. Verwandtschaftsbeziehungen der Dytisciden biologisch beleuchtet	109
Literaturverzeichnis	121
Tafelerklärung	128

Einleitung.

Verschiedene Beobachtungen, die ich besonders auf Frühlingsexkursionen 1909 zufälligerweise angestellt hatte, bewirkten, daß ich in den folgenden zwei Jahren meine Aufmerksamkeit auf die Dytisciden mehr als früher hinlenkte. Die meisten Beobachtungen wurden über Eiablage, Überwinterung, Hydrostatik und Respiration angestellt. Als die Untersuchungen begannen, waren meine Kenntnisse der einschlägigen Literatur sehr mangelhaft; später, als die ganze Literatur durchgegangen war, sah ich, daß die Studien in nicht unbeträchtlicher Weise unsere Kenntnis der Biologie der Tiere erweitert hatten, und daß ich

in mehreren Hauptproblemen mit früheren Verfassern nur wenig übereinstimmte. Anderseits wurde ich durch die Literaturstudien Fragen gegenübergestellt, die mir ursprünglich sehr fern lagen.

Die allermeisten Beobachtungen und Gedanken rühren von Exkursionen hauptsächlich an die nordseeländischen Seen und Moore her. Es wird jedoch hoffentlich aus der Arbeit hervorgehen, daß die süßwasserbiologischen Untersuchungen hier in Dänemark außer dem kleinen Laboratorium am Furesee nun auch über eine ganz gute Laboratoriumwohnung in Hilleröd gebieten. Da hier viele und gute Aquarien zu meiner Verfügung standen, war es mir möglich, diese Untersuchungen weiter zu führen als frühere. Besonders im Winter, als die Seen und Teiche eisbedeckt waren, war es von größter Bedeutung, die allermeisten Dytiscidengenera in meinen Aquarien zu haben, sie hier beobachten und mit ihnen experimentieren zu können. Nur die ungenügende wissenschaftliche Ausbildung legte die Grenzen für diese insektenbiologische Arbeit fest. Wie oft haben die Untersuchungen mich in die Grenzwissenschaften der Zoologie i. e. Physiologie und Physik, die ich nicht genügend bemeistern kann, geführt! Selbst, wenn ich mich dann und wann geirrt haben sollte, hoffe ich doch, daß dieser Teil der Untersuchungen nicht ganz wertlos ist, weil ich vermute, daß sie zukünftigen physiologischen Untersuchungen eine breitere Basis geben können.

Hier, wie so oft hat man sich unbegreiflich wenig mit dem lebenden Organismus beschäftigt. Die Biologie der Dytisciden beschränkt sich zum großen Teil auf nicht sehr tiefgehende, philosophische Plaudereien über aufgespießte Mumien in Insektenkästen. Von der irrigen Ansicht geleitet, daß die Beschreibung einer Larve mehr mit Biologie zu tun hat als die Beschreibung der Imago werden die Larvenbeschreibungen unter Biologie der Käfer aufgeführt. Wirkliche biologische Beobachtungen sind beinahe nur über die Dytiscus-Arten angestellt worden, und man hat dann geglaubt, diese Beobachtungen verallgemeinern und auf die Biologie der ganzen Gruppe ausdehnen zu können. Ich hoffe, in dieser Arbeit zu zeigen, daß dies ganz unrichtig ist. Die meisten und besten biologischen Beobachtungen der Jetztzeit sind nicht von Zoologen vom Fach, sondern von Fischereipächtern, Lehrern u. a., deren kleine Arbeiten in populären Zeitschriften erschienen sind, beschrieben worden. Diese Literatur ist wie so oft von den Herren Fachzoologen ganz vernachlässigt worden. Ich glaube, daß dies nicht recht ist, und habe sie, soweit es mir möglich gewesen ist, berücksichtigt; sie ist übrigens leider schwer zugänglich; den vielen, die mir geholfen haben die

Literatur zu bekommen, besonders Professor S. Bengtsson, Lund, Dr. Busck, Smithsonian Institution, spreche ich meinen verbindlichsten Dank aus.

Es war mir 1910 ganz klar, daß wir bei den Dytisciden wenigstens drei ganz verschiedene Modi der Eiablage finden. Daraus folgte aber auch, daß man drei recht verschiedene Typen von Legestacheln erwarten dürfte. Eine ganz kursorische Untersuchung derselben zeigte nun auch deutlich, daß sich bei den Dytisciden solche drei Typen vorfinden, ferner, daß eine volle Übereinstimmung zwischen dem Modus der Eiablage und den Typen der Stachel herrscht. Es fehlte noch eine detaillierte anatomisch-morphologische Darstellung darüber, wie der Legeapparat sich in den drei augenscheinlich ganz verschiedenen Typen herausdifferenzieren ließ. Als ich im Frühjahr 1911 meinem guten Freund Dr. Adam Böving mein Material zeigte, erklärte er sich mit der Übernahme dieses Teiles der Untersuchungen einverstanden. Wohl wissend, daß der Autor der schönen Arbeit über Donaciidenlarven die Anatomie der Legestachel der Dytisciden viel eingehender ausführen würde als ich, der ich nur wenig in vergleichender Insektenanatomie gearbeitet habe, war ich ihm für diese Arbeitsteilung sehr dankbar. Im Frühjahr 1911 wurde dann ein ziemlich großes Material zusammengebracht, der Stachel durch Druck herauspräpariert und in Alkohol oder Formalin konserviert. Obwohl jeder für sich ganz selbständig seine Abteilung der Untersuchung ausgeführt hat, haben wir einander alle unsere Präparate, Zeichnungen und biologischen Untersuchungen gezeigt. Gegenseitig haben wir darauf Gewicht gelegt, daß kein Faktum anatomischer oder biologischer Art publiziert wurde, das nicht auch der andere beobachtet hatte. Weil eben die biologischen Beobachtungen sich nicht durch Zeichnungen in der Weise darstellen lassen, wie die anatomischen, so ist eine solche Übereinstimmung wissenschaftlich sehr bedeutungsvoll.

Weil die Arbeit sich nur mit den dänischen Dytisciden beschäftigte sind von den vier Subfamilien: Dytiscinae, Noterinae, Peobiinae und Amphizoinae nur die zwei ersten berücksichtigt. Von den drei Tribus, in die man oft die Subfamilie Dytiscinae teilt, beschäftigt die Arbeit sich nur wenig mit den Hydroporini; wegen ihrer Kleinheit sind sowohl biologische wie anatomische Untersuchungen schwer anzustellen. Von den Tribus Colymbetini und Dytiscini sind Repräsentanten aller dänischen Genera untersucht worden. Ein ganzes Jahr hindurch sind ca. 30—40 größere oder kleinere Aquarien mit Dytisciden besetzt gewesen, und auf zahlreichen Exkursionen

sind sie in der Natur studiert worden. — Cybister ist hier zu Lande außerordentlich selten; in unserem Untersuchungsareal finden sich leider keine Fundstellen. Wenn es möglich war, das Tier lebend zu untersuchen, geschah dies nur, weil Dr. Brocher, Vandoeuvres, auf unsere Bitte uns sechs lebende Imagines schickte. Für diese Zusendung sind wir äußerst dankbar; wir bitten ihn, dafür unseren herzlichsten Dank anzunehmen.

In der dänischen zoologischen Literatur haben die Studien über Dytisciden immer eine große Rolle gespielt; die Entomologen Schiödte, Meinert und Schlick haben wichtige Beiträge zu ihrer Systematik, Anatomie und Biologie geliefert. Zahlreiche Sammler, besonders Mag. S. Jensen, haben geholfen und viel Material zusammengebracht. Ein Teil dieser Untersuchungen, ganz besonders Schiödtes Beschreibungen und Zeichnungen der Larven, ist auch im Ausland sehr viel gebraucht und mit Recht hoch geschätzt; andere Teile, und solche, die wenigstens in unseren Augen von ebenso großer Bedeutung sind, sind dem Ausland völlig unbekannt geblieben.

Deswegen sei es mir erlaubt, ein wenig näher auf die dänische Dytiscidenliteratur einzugehen und hieran ein paar Bemerkungen allgemeiner Art anzuknüpfen. Im Alter von nur 26 Jahren publizierte J. C. Schiödte sein großes Werk: „Danmarks Eleutherata" 1841, Vol. 1. Der Band enthielt nur die Carabiden, Dytisciden und Gyriniden. Es war seine Absicht, später die übrigen Bände und die Anatomie in einer von zahlreichen Abbildungen begleiteten Arbeit folgen zu lassen. Trotzdem Schiödte erst 1884 starb, wurde das Hauptwerk nicht fortgesetzt, und die Anatomie erschien nie. Das Werk ist über 600 Seiten Großoktav stark und enthält 25 Kupfertafeln. Trotzdem es auch ganz dänisch geschrieben ist, ist es, so weit ich sehen kann, dennoch auch im Ausland als systematisches Handbuch, besonders wegen seiner vortrefflichen, sehr genauen Beschreibungen, hoch geschätzt und, falls ich richtig unterrichtet bin, auch gebraucht. Eben als systematisches Handbuch habe ich das Werk nur wenig benützt. Worauf ich hier die Aufmerksamkeit hinzulenken wünsche, ist das große Kapitel S. 361—414, mit dem Schiödte die systematische Beschreibung der Dytisciden einleitet.

Es wird aus dieser Arbeit hervorgehen, teils, daß in den letzten Jahren eine ganze Reihe von Untersuchungen über die Anatomie und Biologie der Dytisciden erschienen sind, teils, daß diese ganze Literatur für die hier publizierten Studien durchgegangen und berücksichtigt worden ist. Ich gestehe gern, daß es mich als Dänen gepeinigt hat,

zu sehen, daß dieses Kapitel in dieser ganzen Literatur beinahe nie erwähnt worden ist. So weit ich sehen kann, enthält es noch heute die eingehendste und beste Darstellung der Anatomie und Biologie der Dytisciden, welche die Dytiscidenliteratur überhaupt besitzt. Hätte ich Zeit und Vermögen, gern ließ ich dieses Kapitel übersetzen. Wenigstens auf diesem Stadium seines Lebens war Schiödte augenscheinlich Lamarckianer. In Übereinstimmung hiermit gab er eine auf ein reiches anatomisches Detailstudium, basierte unübertroffene Schilderung des Dytiscidenkörpers und seiner Anpassung an das Leben im Wasser. Dies gilt besonders seiner Darstellung der Körperform und des Baus der Hinterbeine. Er allein hat wahrscheinlich die Dytisciden im Wasser schweben gesehen (erst bekräftigt von Portier 1911). Übereinstimmend mit Strauß-Durckheim glaubt er, daß die Luftmasse in dem Dorsalraum durch Berührung mit sauerstoffreichem Wasser wieder respirabel wird. Die ganze anatomische Schilderung der Familie ist nicht, wie so oft später, auf einer einzelnen Art — am häufigsten D. marginalis — basiert, sondern von zahlreichen Einzelbeobachtungen von Repräsentanten aller dänischen Genera abgeleitet. Da die Schilderung sich auch auf die innere Anatomie erstreckt, liegt hier ein Material vor, das sich jetzt noch als einzig dastehend bezeichnen läßt. Spätere Untersuchungen haben natürlich mehrmals gezeigt, daß Schiödte sich geirrt hat, und mehrere Punkte werden durch diese Arbeit korrigiert; Widersprüche fehlen nicht ganz, und Ausdrücke, die wohl angreifbar sind, kommen vor. Im ganzen glaube ich jedoch, daß dieses Kapitel, wäre es in einer Weltsprache publiziert worden und im Ausland erschienen, als einer der bedeutensten Beiträge zu der Anatomie und Biologie der Dytisciden betrachtet werden würde.

Man muß aber nicht nur bedauern, daß es ganz unberücksichtigt geblieben ist, man muß sich auch darüber wundern. Hier in Dänemark hat nämlich Schiödte Schule gemacht und von seinen recht zahlreichen Schülern ist viel Arbeit darauf verwendet worden, uns hier in Dänemark begreiflich zu machen, eine wie bedeutungsvolle Persönlichkeit J. C. Schiödte war. Das Ziel war an und für sich berechtigt, die Wege, die die Schule um das Ziel zu erreichen befolgte, leider nicht immer gleich anziehend. Wenn die Schüler Schiödtes nur einen Bruchteil ihrer Zeit und reichen Mittel nicht allein zu einseitigen Polemiken, sondern auch zu Übersetzungen und Verallgemeinerungen der wichtigsten Abschnitte seines Hauptwerkes verwandt hätten, würden sie ihrer Nation einen größeren Dienst erwiesen und sich selbst ein würdigeres Denkmal gesetzt haben.

Merkwürdigerweise wurde es mir, der Schiödte nie kennen gelernt hat und seinen Schülern so fern wie nur möglich steht, zur Pflicht, die anatomischen und biologischen Teile seiner Hauptarbeit auch über die Grenzen seines Vaterlandes hinaus bekannt zu machen.

In kleineren Arbeiten hat Schiödte später Ergänzungen zu dem Hauptwerk (siehe 1842, S. 104; 1870, S. 402; 1871, S. 539) geliefert. 1861 begannen in der von ihm redigierten Zeitschrift: Naturhistorisk Tidsskrift, dritte Serie, Vol. I, sein zweites Hauptwerk: „De Metamorphosi Eleutheratorum Observationes" zu erscheinen. Das Werk wurde bis 1883 fortgesetzt; es enthielt beinahe 900 Seiten und 86 Kupfer. Auch dieses Werk wurde nicht abgeschlossen; nach einer schweren Krankheit starb Schiödte. Es ist vollkommen lateinisch geschrieben, sehr hoch geschätzt und weil Schiödte ein ganz vorzüglicher Zeichner war, und in dem dänischen Kupferstecher Lövendal einen verständigen und sehr tüchtigen Mitarbeiter fand, mit sehr schönen Kupfern ausgestattet. Wahrscheinlich wird es ganz besonders wegen der trefflichen Illustrationen wie früher auch jetzt noch viel benutzt. Unsere Kenntnisse der Metamorphose der Dytisciden wurde durch das Werk sehr erweitert.

Eine Zeitlang habe ich nun mit den Dytiscidenlarven gearbeitet und habe wahrscheinlich alle Larven Schiödtes selbst wieder gefangen und sie in meinen Aquarien studiert. Ich habe ferner Larven, die ihm nicht bekannt waren, gefunden, eine Sammlung von über 400 Gläsern zuwegegebracht und in dem Museum Schiödtes Originalexemplare gesehen. Aus diesem Grunde wage ich zu behaupten, daß die Zeichnungen Schiödtes, wie genau und schön sie auch sein mögen, sich doch am besten als eine ästhetische Auffassung der Todestellung der betreffenden Tiere bezeichnen lassen. Weder die Körper noch die Beinhaltung ist für die lebenden Tiere normal oder korrekt. Weil ferner die Haare besonders an alten Spiritusexemplaren oft abfallen, und wenigstens immer Stellungen einnehmen, die unnatürlich sind, sind die Zeichnungen in diesem Punkte nicht sehr vollständig, und weil die Haut in Spiritus bekanntlich stark zusammenschrumpft, sind die übrigens so getreuen Abbildungen der Spiritustiere Schiödtes viel mehr gefurcht, als wenn die Zeichnungen nach lebenden Tieren ausgeführt wären; in viel höherem Grade gilt dies übrigens den Hydrophilidenlarven. Ich wünsche mit diesen Bemerkungen durchaus nicht die prachtvollen Kupfer Schiödtes herabzusetzen. So wie er seine Tiere gezeichnet hat, haben die Zoologen und besonders Entomologen Jahrzehnte hindurch sie immer gezeichnet. Erst in der allerletzten Zeit, nachdem die

Photographie in der Wissenschaft ihre berechtigte Rolle übernommen hat, hat man gelernt, die Tiere in den natürlichen Stellungen zu zeichnen. Dadurch wurde gewiß nicht die alte Illustrationsweise, die hierauf keine Rücksicht nimmt, überflüssig. Da sie viel besser die anatomischen und systematischen Verhältnisse und Merkmale betont, bewahrt sie immer ihre volle Berechtigung. Im ganzen dürfte jedoch im Augenblicke die Zoologie darunter leiden, daß so sehr viele Zeichnungen nach Leichen gezeichnet sind. Was die dieser Arbeit mitgegebenen Zeichnungen anbelangt, habe ich versucht, mit den Tieren in den Aquarien vor Augen nur die natürlichen Stellungen zu geben. An genauer Darstellung der einzelnen systematischen Merkmale können und wollen sie sich nicht mit Schiödtes in dieser Hinsicht meisterhaften Zeichnungen messen. Kombiniert mit den Zeichnungen der Systematiker und Beschreiber, haben sie immer Bedeutung; möchten sie mit nicht gar zu überlegenen Augen der letztgenannten betrachtet werden.

Der zweite, der dänischen Entomologen, der über Dytisciden gearbeitet hat, ist der eben verstorbene Dr. F. Meinert. In jungen Jahren war er als Schüler und Mitarbeiter Schiödte diesem beim Herbeischaffen des Materials zu seiner Larvenarbeit ein guter und nicht zu unterschätzender Helfer. Später ging er seine eigenen Wege und stand, obwohl er sich in seinen Schriften immer mit Achtung und Dankbarkeit ausdrückte, Schiödte fern. Meinert war eigentlich Theologe und erhielt nie eine allgemeine zoologische Ausbildung. Wahrscheinlich deshalb hat er sich in seinen Schlußfolgerungen mehrmals geirrt. Sein großer Fleiß und seine ungemein zahlreichen und oft guten anatomischen Beobachtungen sind meiner Ansicht nach nicht immer gehörig gewürdigt worden.

Meinert war der erste, der in einer kleinen dänischen Arbeit (1879, S. 69) die richtige Darstellung der Mundteile der Dytiscidenlarven gab. Teilweise über diesen Punkt entstand eine recht kräftige Polemik zwischen ihm und Schiödte (1883, S. 427 und 1883, S. 68). In dem Hauptpunkt, daß die Mundspalte nicht vollkommen geschlossen, sondern nur zusammengepreßt ist, hat die Zukunft Meinert Recht gegeben. 1893, S. 167 gab er eine eingehende Beschreibung der Larven des Genus Acilius, irrte sich aber, indem er die Graphodereslarve als eine Acilius fasciatuslarve beschrieb; später korrigiert er dieses (1907, S. 188). Sein Hauptwerk auf diesen Gebieten ist doch: Vandkalvelarverne (Larvae Dytiscidarum); 1901, S. 337—440, Quart, mit sechs Kupfer versehen; die Arbeit ist dänisch geschrieben, aber mit lateinischen Diagnosen. Bei

dieser Arbeit leisteten mehrere dänische Sammler, besonders Cand. Schlick und Mag. S. Jensen, Meinert große Hilfe. In Schiödtes Arbeiten sind 11 Genera und 14 Arten beschrieben, in Meinerts nicht weniger als 21 Genera mit 48 Arten. Zum erstenmal werden hier die höchst interessanten Larvenstadien der Gruppe Noterini abgebildet und beschrieben, ferner die von Eretes sticticus; von den dänischen Genera ist zum erstenmal die Hydaticuslarve beschrieben. Die Arbeit ist mit großem Fleiß ausgearbeitet und enthält viele wertvolle anatomische Einzelbeobachtungen. Es ist überaus schwierig, die Larven voneinander zu halten und gute Artcharaktere zu finden. Daher ist es auch leicht begreiflich, daß mehrere dieser vielen Larven wahrscheinlich so abgebildet und beschrieben sind, daß sie nicht wieder erkannt werden können. Besonders über die Larven des Genus Dytiscus hat Meinert sich ganz geirrt; später korrigierte er zum Teil seinen Irrtum (Medd. fra entomologisk Foren. 1907, S. 188). In der Wahl der Teile der Larven, die abgebildet sind, zeigt Meinert eine merkwürdige Inkonsequenz. Um eine ästhetisch schön geordnete Tafel herbeizuschaffen, wird von einem Tier bald das linke Bein eines Beinpaares, bald das rechte eines anderen abgebildet, was einen Vergleich sehr hindert. Das seine Arbeit im ganzen doch unsere Kenntnis der Dytiscidenlarven sehr erweitert hat, wird sicherlich von allen unparteiischen Lesern anerkannt werden.

In drei kleinen dänischen Arbeiten (1894, S. 290; 1895, S. 1 und 1897, S. 44) hat endlich der Entomologe W. Schlick Beiträge zu dem Jahreszyklus der Dytisciden geliefert. Er hat zahlreiche Larven gesammelt, dieselben zur Verpuppung gebracht und ist dabei imstande gewesen, die Larven zu bestimmen. Teilweise über sein Larvenmaterial ist Meinerts obgenannte Arbeit geschrieben.

Da nun die dänische Literatur über Dytisciden durch einen neuen Beitrag vermehrt wird, möchte ich gern ein paar Bemerkungen vorausschicken.

Das Schicksal der dänischen Dytiscidenliteratur ist außerordentlich lehrreich; sie ist im Ausland ganz unzweifelhaft nicht in der Weise berücksichtigt worden, wie sie verdient. Dies gilt besonders Schiödtes Hauptwerk „Danmarks Eleutherata“, teilweise auch Meinerts Arbeiten, am wenigsten Schiödtes Larvenarbeit. Die Ursache davon ist sicherlich einzig und allein die, daß die ganze Literatur hauptsächlich auf dänisch, zum Teil auch lateinisch, das die meisten in der Jetztzeit fast ebensowenig verstehen wie dänisch, geschrieben ist. Die neue hier erscheinende Arbeit wird deutsch in einer internationalen Zeit-

schrift publiziert. Dem liegen folgende Überlegungen und Anschauungen zugrunde.

Wer einer kleinen Nation angehört, muß es sich gefallen lassen, sich in seinen wissenschaftlichen Publikationen nicht seiner Muttersprache, wie lieb diese ihm auch sein mag, zu bedienen. Im tiefsten Sinne ist die Wissenschaft international; in ihrem Reiche finden sich und dürfen sich keine politischen Grenzen finden. Welcher Sprache man sich bedient, hat mit seinem Nationalitätsgefühl durchaus nichts zu tun. Mit seinen Geistesprodukten soll man dahin steuern, wo man weiß oder vermutet, daß die eigenen Gedanken am ehesten und am leichtesten mit gleichartigen zusammentreffen, und dies nicht dem blinden Zufall überlassen.

Es ist von Bedeutung, daß gleichartige Gedanken sich begegnen, noch während die, welche sie gehegt haben, im Leben sind. Daher darf man auch keine Verpflichtungen übernehmen, in den wissenschaftlichen Zeitschriften seiner Nation, selbst wenn es in einer Weltsprache ist, zu schreiben; daraus entstehen oft nur Verzögerungen. Man darf ferner nicht vergessen, daß Übersetzungen in fremde Sprachen von Arbeiten, die erst in der Muttersprache gedruckt worden sind, für die kleinen Nationen eine ganz unverhältnismäßige Zeit und Kraft fordern, und ferner sehr viel Geld kosten. Die Opfer, die man in diesem Punkte auf dem Altar der Nationalität bringt, sind im Verhältnis zu der Ausbeute überaus groß. Überhaupt dürften die zahlreichen kleinen wissenschaftlichen Zeitschriften, in denen wissenschaftliche Produktion zerstreut wird, besonders, wenn sie von kleinen Nationen ausgehen, weder fördernd für die Wissenschaft noch für die Nationalität wirken. Wenn die kleinen Nationen glauben, daß sie eher verdrängt werden, wenn ihre Geistesprodukte in fremden Sprachen erscheinen, so haben sie, solange es sich um Leistungen auf dem Gebiete der exakten Wissenschaft dreht, meiner Meinung nach durchaus Unrecht. Im ganzen darf man wohl sagen, daß die Nation, deren Sprache ein Gelehrter sich bedient, und in deren Zeitschriften er schreibt, nicht seine Publikationen als Bestandteile ihrer Literatur annektiert; sie gehören der Nation des Verfassers. Jedenfalls darf man nicht vergessen, daß die Literaturgeschichte vermutlich kein Beispiel dafür geliefert hat, daß die Nationalität eines Verfassers dadurch auf die Dauer unterdrückt oder mißdeutet worden ist. Immer kehrt der Name zu dem Geburtsort zurück, umso früher, je internationaler er ist. Wenn die kleinen Nationen auf dem Gebiete der Wissenschaft die politischen Schranken aufrecht erhalten wollten, erreichen sie im ganzen nur eines: Isolation, d. h. Stagnation und Tod ihrer nationalen Wissen-

schaft und Verminderung ihres geistigen Nationalkapitals, d. h. nur das, was sie gerade verhindern wollten. In der geistigen Welt kann selbst die kleinste Nation Welteroberer werden, nur dann aber, wenn sie erkennt, daß in dieser Welt andere Gesetze walten, als die, welche die politischen Konstellationen schaffen und bedingen.

Kapitel I. Biologie der dänischen Dytisciden.

Allgemeine Bemerkungen. Fam. Haliplidae. — Fam. Dytiscidae. — Trib. Hydroporini. — Trib. Colymbetini: (Colymbetes fuscus, Rhantus, Agabus. — Platambus maculatus; Ilybius fenestratus. — Trib. Dytiscinae: Dytiscus. System. Bemerkungen; Paarung; Eiablage; Larven und Larvenleben; (Verschiedene Färbungen in verschiedenen Häutungen; Verdauung; Gefährlichkeit für Fischteiche. Über überwinternde Larven). — Puppenleben (Cocon, Auskriechen des Imago). — Ausfärbung und Färbungsvarietäten. — Imagines: Verdauung, Coecum; Überwinterung der Imagines; Alter. — Hydaticus. — Graphoderes. — Acilius. — Cybister. — Noterinae.

Allgemeine Bemerkungen.

Was wir von der Biologie der Dytisciden kennen ist beinahe ganz auf die temperierte Zone beschränkt; das Leben der Dytisciden in der Arktis und in den Tropen ist uns fast völlig unbekannt. Die Dytisciden der temperierten Zone haben sich den verschiedenen Lebensbedingungen angepasst. Wenn sie auch nicht in die höchstliegenden Felsenseen hinaufsteigen, so finden sie sich doch noch in der Hochgebirgsregion der Alpen (3270 m in Tyrol). Ich verweise hier auf die schöne Zusammenstellung von Zschokke (1900, S. 230). In Übereinstimmung hiermit gehen sie nicht in die höchsten Breiten der arktischen Region herauf. Sie sind nicht in Ostgrönland (J. C. Nielsen 1910, S. 23), dagegen in Westgrönland (J. C. Nielsen 1907, S. 381) gefunden worden und sind in zahlreichen Arten über Kola, Nordrußland und Sibirien verbreitet (Poppius 1907, S. 1). In den heißen Quellen Italiens (Issel 1910, S. 179; 1908, S. 33) bei einer Temperatur von 41° lebt die kleine Bidessus geminus. Selbst in Höhlen scheinen (Abeille de Perrin 1905, S. 225) die Dytisciden ihren Weg gefunden zu haben (Siettitia balsetensis). Nicht einmal vor brackigem oder gar salzigem Wasser scheuen sie zurück, besonders als imagines (Donavan 1885—86, S. 13; Chilton 1906, S. 63). So berichtet auch Schiödte (1841, S. 402) über das Auftreten von Ilybien und Agaben unter Meeresalgen und Levander über das Leben der Dytisciden im Finnischen Meeresbusen und den Kleingewässern der Schäreninseln (1900 und 1901; Dytiscus marginalis in Löfö-Sund S. 17). Mehrere Arten sind wahrscheinlich Flußtiere,

einige kommen jedenfalls hauptsächlich in brausenden Frühjahrsbächen (Deronectes u. a.) vor, andere haben an den Ufern größerer Seen ihre Heimat gefunden. Das letztere gilt von verschiedenen Halipliden und Coelambusarten, besonders jedoch von Platambus maculatus, der hier ein wahres Charaktertier ist. In die Tiefen größerer Seen steigen sie weder als Imagines noch als Larven nieder; dazu sind sie von der atmosphärischen Luft gar zu abhängig; doch muß hervorgehoben werden, daß Haliplidenlarven auf 4 m Tiefe im Furesee häufig sind und daß die Heimat der Platambus maculatuslarve wahrscheinlich auch hier zu suchen ist. Selbst in sehr schlechtem Wasser (Gaswasser: Hall 1890, S. 110) können diese Tiere lange aushalten.

Die allermeisten Arten finden sich jedoch in Kleingewässern, besonders in pflanzenreichen Teichen. Es scheint, als ob Teiche mit lehmigen und kalkreichem Boden eine andere Fauna beherbergen als die moorigen; jedenfalls treten die Arten hier in verschiedenen Farbennuancen auf. In pflanzenreichen Teichen versehen die Pflanzen besonders im Winter die Tiere mit den nötigen Sauerstoffmengen. Im Frühjahr und an späten Herbsttagen sammeln sie sich an den der Sonne ausgesetzten Ufern, wo das Brutgeschäft an hellen Tagen vor sich geht; dann geschieht es oft, daß sie in Mengen in dem Froschlaich zu finden sind und da gefangen werden können. Katter (1878, S. 132) hat dasselbe bemerkt. Tiere die hauptsächlich auf Schlammboden gefunden werden und wie die Pelobien im Schlamme wühlend leben, finden sich hierzulande nicht. Eher dürfte dies für die Halipliden und einige Hydroporen, besonders Hyphydrus und Noterus, gelten. Es wird aus dieser Arbeit hervorgehen, daß einige Arten ein mehr terrestrisches Leben führen, als man früher geglaubt hat und daß einige als Larven in kleinen Teichen ein semipelagisches Leben führen.

Familie Haliplidae.

Mit der Familie Haliplidae habe ich mich nur wenig beschäftigt. Es mag nur hervorgehoben werden, daß man über die Eiablage nichts weiß. Die Larven des Genus Haliplus können unter dem Eise überwintern. Ich habe sie im Oktober und März im Furesee aus einer Tiefe von 4 m mit der Dredge heraufgeholt und sie in den Wintermonaten oft unter den Steinen an den Ufern größerer und kleinerer Seen gefunden. Es scheint aber auch, daß mehrere Arten Sommerlarven[1]) be-

[1]) Mit Sommerlarven und Winterlarven bezeichne ich solche Larven, die streng an den Sommer oder Winter gebunden sind und ehe die Jahreszeit abgelaufen ist, sich verpuppt haben.

sitzen (Schlick 1894, S. 300; 1895, S. 8). Wie sich die merkwürdigen Cnemidotuslarven verhalten, wissen wir leider nicht mit Sicherheit. Vermutlich (Schlick 1895, S. 8) überwintern sie nicht als Larven im Wasser.

Familie Dytiscidae. — Subfamilie I Dytiscinae. — Tribus Hydroporini.

Meines Wissens liegen keine Beobachtungen über Eiablage von Hydroporinen in der Natur vor. Die Eier sind meist außerordentlich klein und es dürfte fast unmöglich sein, sie zu finden, weil sie, nach dem Legestachel zu urteilen, vielleicht versteckt abgelegt werden. Ich habe diese Tiere im ganzen nur wenig berücksichtigt. Soweit mir bekannt ist, überwintern alle Hydroporen nur als Imagines unter dem Eise. Nie habe ich von Oktober bis Mai eine Hydroporenlarve gesehen; in den Sommermonaten dagegen sind sie sehr häufig. Schlicks Beobachtungen (1894, S. 300; 1895, S. 9) gehen in derselben Richtung. Es scheint, daß mehrere Arten, besonders als Larven wühlende Bodentiere sind, die in der obersten Detritusschicht kleiner Teiche leben.

Hyphydrus ovatus.

Die kleine weiß- und schwarzgebänderte Larve mit dem merkwürdigen Kopfdorn, dem langen zugespitzten letzten Adominalglied, und den mächtigen Mandibeln, ist in pflanzenreichen Teichen ein außerordentlich allgemeines Tier. Eben ausgekrochene Larven wurden am 20. Mai gefunden; völlig erwachsene noch am 15. Juli. Wohl finden sich die Larven auf der Vegetation der Oberfläche, es ist aber auch mehrmals vorkommen, daß ich, nachdem ich die Vegetation ohne Erfolg mit dem Netze abgestrichen hatte, zahlreiche Larven in dem Schlamm des Bodens fand. Die Imagines leben wahrscheinlich hauptsächlich hier; wenigstens sieht man in Aquarien mit Schlammboden sie im Schlamme herumwühlen. In dem letzten Teil des Juli verschwinden die Larven aus den Teichen, um sich zu verpuppen. Die Imagines kommen im Herbst hervor und überwintern in pflanzenreichen Bächen und Teichen, wo ich sie mit dem Kätscher durch die Wuhnen gefischt habe.

Tribus Colymbetini. — Colymbetes fuscus.

Im Frühjahr, nur wenige Tage nachdem das Eis geschmolzen ist, findet man C. fuscus nahe an der Oberfläche zwischen der verwelkten, halb verwesten Vegetation herumschwimmen, oder er sitzt oft oberhalb des Wassers auf derselben. Auf den langen, gelben die Oberfläche deckenden Carexblättern findet man die schwarzbraunen, kurzen und

dicken, reihenförmig angeordneten Eier (Taf. I, Fig. 1—2). Oft liegen deren 20 aneinander, wie Perlen an einer Schnur. Die reihenweise Anordnung findet sich besonders da, wo die schmalen Blätter durch eine Mittelrippe geteilt sind; wo diese, wie die von Typha u. a. größere Fläche haben, ist die Anordnung unregelmäßiger. Ferner habe ich die Eier in Hypnumteichen auf den Hypnumpflanzen (Taf. I, Fig. 3) so zahlreich gefunden, daß diese ein braunschwarzes Aussehen hatten. Teiche auf deren Oberfläche die Eier in großen Mengen vorhanden waren, fanden sich am 3. bis 14. Mai 1909, 11. bis 19. April 1910 und am 4. Mai 1911 später aber nie; zwischen den braunschwarzen Eiern lagen mehrere ganz weiße, eben abgelegte. Die Entwicklung der Eier und Larven ist in Aquarien genau verfolgt worden. Die Eischale spaltet sich der Länge nach. Lange nachdem die Tiere ausgeschlüpft sind, bleiben die leeren Eischalen auf den Blättern zurück. Die eben ausgeschlüpften, weißgelben Larven haben zwei Chitinzapfen auf dem Kopfschild; diese fallen später ab.

Anfang Mai wimmelten die Teiche von den nur ca. 1 cm langen, recht schmalen, schwarzgrauen Larven, deren Kopf glänzend schwarz ist. Sie können kaum schwimmen; sinken sie zu Boden, dann können sie nur kletternd, nicht schwimmend die Oberfläche erreichen. Ihre Heimat sind die allerseichtesten, mit Gräsern und Blättern bedeckten Uferpartien kleiner, im Sommer ganz austrocknender Wasserlachen, besonders solcher, welche tief im Walde liegen. Nähert man sich den Ufern eines solchen Teiches, so steuert das schwarze Larvenheer krippelnd und krabbelnd über die Vegetation der Oberfläche des Wassers und hängt sich, wenn eine Gefahr droht, an die Unterseite der Blätter. Dauert der Aufenthalt länger, so wird die Spitze des Abdomens vorsichtig bis an die Oberfläche geschoben, und wenn die Gefahr verschwunden, liegen sie wieder auf den Oberseiten der Blätter von der Frühjahrssonne beschienen. An der Oberfläche hängen, wie die Dytiscus- und Hydaticuslarven können sie nicht, sie müssen sich immer auf feste Gegenstände stützen.

In den ersten Stadien leben die Larven von Cladoceren und Ostracoden. Tiere, die in meinen Aquarien am 7. Mai geboren waren, häuteten sich zum ersten Male am 12. Mai und waren dann schon von weit gedrungener Form; nach weiteren zwei Häutungen erreichten sie die beträchtliche Größe von 2,5 cm; vollerwachsen sind sie wahrscheinlich die relativ breitesten von allen unseren Dytiscidenlarven.

In den letzten Stadien leben sie hauptsächlich von Culexlarven, die eben in solchen Teichen bekanntlich in ungeheuren Mengen auftreten.

Sie sitzen auf den Zweigen und Blättern der Oberfläche und stürzen sich dann plötzlich in die Larvenschwärme hinein. Die erwachsenen Larven schwimmen ein wenig und bewegen sich oft in großen, vertikalen Kreisen; dann schimmern die weißen Bäuche im schwarzen Moorwasser.

Am 15. Mai 1909 und 24. April 1910, bezüglich am 4. Mai 1910 verschwanden die Larven aus dem Wasser zweier beobachteter Teiche. Gleichzeitig waren die Mückenlarven ausgebrütet, und die Teiche begannen einzutrocknen. Leider wurden die Puppen nie gefunden.

In der letzten Hälfte des Juni werden die jungen Imagines mit weichen Elythren häufig; später sieht man bis November merkwürdig wenig von den Tieren. Danach erst treten sie wieder, aber nicht besonders häufig in kleinen Moorwässern, die reichlich mit Pflanzen besetzt sind, auf. In einem solchen, ca. 1 m tiefen Torfgraben, dessen Sonnenseite von Callitriche und submersen Myosotispflanzen hellgrün war, fischte ich bis zum 12. Dezember 1911 das Tier regelmäßig; am 10. Dezember bedeckten sich die Kleingewässer mit Eis, und die am 12. Dezember 1911 erbeuteten Tiere wurden unter dem ca. 2 cm dicken Eise gefangen. Daß sie also zur Überwinterung unter dem Eise schreiten, ist sicher genug, und weil man die Eier in den Teichen findet, ehe diese noch ganz aufgetaut sind, scheint es sehr wahrscheinlich zu sein, daß sie die Überwinterung unter dem Eise gut vertragen können. Ich selbst habe nie überwinternde Larven gefunden.

Schlick (1894, S. 302) gibt an, daß S. Jensen Larven am 25. Febr. gefunden hat; diese verpuppten sich am 22. April und gaben Imagines am 16. Mai.

Donckier de Doncell (1879, S. 155) behauptet, daß C. fuscus der gefräßigste aller Dytisciden ist. Die Tiere fanden sich in ungeheuren Mengen in kleinen Teichen, wo sie von Stichlingen lebten. In einem Fang fanden sich 112 Colymbetes und 98 Stichlinge; die Colymbeten verfolgten die großen Dytisciden und verzehrten dieselben. Zahlreiche Stichlinge und Dytiscus lagen auf den Ufern; 4 bis 5 Colymbetes saßen auf einmal auf einem noch lebenden Dytiscus.

Agabus und Rhantus.

Die zwei Genera Agabus und Rhantus umfassen nicht weniger als ca. 30 dänische Arten. Obwohl die meisten in pflanzenreichen Waldseen ihre Heimat haben, sind doch andere eng an die Ufer größerer Seen gebunden; wieder andere leben in lehmigen Pfützen auf Strandwiesen, und mehrere sind teils für pflanzenreiche, teils für schäumende

Waldbächlein oder kleine Flüsse charakteristisch. In ihrem Entwicklungsgang weichen die Agabus- und Rhantusarten sehr voneinander ab. Einige überwintern als Larven, andere durchlaufen das Larvenstadium im Sommerhalbjahr. Wieder andere, die sich besonders in kleinen, früh austrocknenden Waldpfützen oder in Waldbächen mit steinigem Boden heimisch fühlen, verpuppen sich im Mai, liegen aber noch im November als Imagines unter den Steinen auf dem trocken gelegten Boden der Bäche. Eben für die im Frühsommer austrocknenden Waldbäche ist eine kleine Gesellschaft von Colymbetes-, Agabus- und Rhantuslarven sehr charakteristisch. Sie findet sich im April bis Mai überall in Nordseeland; wir werden diese später ein wenig näher berücksichtigen.

Es ist für diese zwei Genera erwiesen, daß die Eiablage bei den verschiedenen Arten zu ganz verschiedener Jahreszeit und auf ganz verschiedene Weise vor sich geht. Weil aber die Arten alle ziemlich klein sind, einander ähnlich sehen und oft mehrere gleichzeitig in demselben Teiche auftreten, ist das nähere Studium der Biologie dieses Genus mit großer Schwierigkeit verbunden.

Die Aufgabe wird besonders dadurch erschwert, daß man die Larven nicht genau kennt und es notwendig ist, sie zur Verpuppung zu bringen. Von den ca. 30 dänischen Arten kennt man nur die Larven von 8. Jede Art muß für sich gezüchtet werden. Man wird daher verstehen, daß hier ein eingehendes Spezialstudium erforderlich ist, das sich einerseits zweifellos sehr lohnen wird, anderseits aber sich weit über die Grenzen dieser Arbeit streckt. Nur als Anhaltspunkte für ein solches Spezialstudium dürfen folgende Bemerkungen gelten.

Von den hierhergehörenden Arten legen ohne Zweifel mehrere ihre Eier frei auf den Pflanzen ab. So habe ich zahlreiche kleine, gelbe Eier, die nur zweimal so lang als breit waren, in den Frühjahrsmonaten auf schwimmenden Gräsern und Characeen gefunden. Aus diesen Eiern wurden teils Hydrometriden teils Agabuslarven gebrütet.

Setzt man die unter den Steinen der austrocknenden Waldbächlein liegenden Agabusarten (A. guttatus und chalconotus) im November in Aquarien, so beginnen sie augenblicklich die Pflanzen mit Eiern zu belegen. Die Eier gleichen ganz den obengenannten. Sie ließen sich wenigstens zu diesem Zeitpunkt nicht in den Aquarien ausbrüten. Im April und Mai findet man die schwarzen Käfer in den seichten, ruhigen Buchten der rasch fließenden Frühjahrsbäche. Sie klettern dann in den von den Steinen ins Wasser abhängenden Moosrasen herum, wo sie mit Velia zusammentreffen. Bisher ist es mir nicht gelungen, in der Natur die Eier zu finden. Von Juni an findet

man sie oft in einer Anzahl von 25 bis 30 unter einem einzigen großen Stein; sie liegen hier in Höhlen und Gängen und scheinen sehr lebendig zu sein. Ich habe ihnen regelmäßig alle vierzehn Tage von Juli bis Mitte Dezember an Ort und Stelle zugesehen und ich vermute daher, daß sie unter denselben Steinen, wo sie gelebt haben, überwintern. Weil ihre Vorderbeine gute Grabbeine sind, und die Gänge zu der Oberfläche führen, sehe ich es gar nicht als ganz unwahrscheinlich an, daß sie besonders des nachts und im Spätsommer aus ihren Löchern hervorkommen und wie die Laubkäfer ihre Nahrung in dem ausgetrockneten Flußboden suchen.

Alle hierhergehörenden Arten legen aber sicherlich ihre Eier nicht frei auf den Pflanzen ab. In einem kleinen Teich wurde eine Agabusart über den Hypnumrasen, die nur mit wenigen Zentimetern Wasser bedeckt waren, in größerer Anzahl beobachtet. Bei vorsichtiger Untersuchung der Hypnumpflanzen zeigte es sich, daß mehrere der zusammengebogenen Blätter ein steiferes und mehr weißliches Aussehen hatten, als die übrigen (Taf. I, Fig. 4—5). Wurden sie gespalten, sah man ein kleines, weißes Ei in dem Blatt liegen. Das Ei war nur zweimal länger als breit und gab später eine Agabuslarve.

In einer bestimmten Ecke des Funkenteiches wurden in den Jahren 1909—1911 Mitte Juni die Ranunculus lingua-Stengel mit zahlreichen ca. 2 mm langen und beinahe ebenso breiten Narben versehen gefunden. In diesen Narben fanden sich kurze, elliptische Eier (Taf. I, Fig. 6—7). Die Pflanzen standen beinahe trocken im tiefen, schwarzen Schlamm von Fontinalis umgeben und von großen Buchen überschattet. Die Narben saßen nur auf den ersten drei Stengelgliedern, dann und wann auch auf den weißen Wurzeln. Die Eier ragten durch die Wände mehr oder weniger frei in das Lumen der Stengelglieder hinein. Sehr viele Eier waren von Schlupfwespen angegriffen. Die Larven kamen im August hervor. In den ersten Tagen hielten sie sich oft in den Stengelgliedern auf und schlüpften dann später durch die Löcher, welche die Mutter gebohrt hatte, ins Freie hinaus. Die Pflanzen litten sehr stark unter dem Überfall; oft konnte ein einziges Stengelglied ca. 50 Eier in seinen Wänden enthalten. Im August und September wimmelte eins meiner Aquarien von den kriechenden nie schwimmenden Larven; im November waren sie nach drei Häutungen voll erwachsen. Anscheinlich ganz dieselbe Larve wurde erwachsen in den letzten Tagen des November an dem gleichen Fundort angetroffen. Hier zwischen dem verfaulenden Buchenlaube ist wahrscheinlich der Überwinterungsplatz der Larve.

Wir haben also gesehen, daß die Agabus- und Rhantusarten sicherlich ihre Eier teils an die Pflanzen ankleben, teils in frische, zusammengefaltete Blätter (Hypnum) hineinstecken, teils durch Löcher, die die Mutter mit ihrem Stachel sticht, tief ins lebende Pflanzengewebe versenken. Böving wird zeigen, daß wir übereinstimmend hiermit im Bau der Stachel zwischen Agabus und Rhantus deutliche Variationen finden.

Ehe wir die Agabus- und Rhantusarten verlassen, wollen wir noch die kleine obengenannte Gesellschaft in austrocknenden Wasserpfützen näher beobachten. Ringsum auf den Feldern und in den Wäldern Nordseelands finden sich zahlreiche Schmelzwasserlachen, in denen sich im Winter der Schnee sammelt und die in den Frühjahrsmonaten mit Wasser gefüllt sind. Schon im Mai trocknen die meisten ein, und der Boden wird mit Scirpus- und Carexarten, dann und wann auch mit Alisma, Ranunculus lingua u. a. bedeckt. Wenn der Sommer regenlos ist, liegen sie bis der Schnee kommt, beinahe trocken; regnet es stark im Herbst, so werden sie im November oder Dezember mit Wasser gefüllt und später eisbedeckt. In dem ersten Frühjahr rührt sich hier ein reges Leben, besonders von Mückenlarven, die in so großen Mengen auftreten können, daß das Wasser beinahe schwarz erscheint; auf dem Boden kriechen verschiedene Phryganeenlarven; dann und wann tritt Branchipus Grubei zahlreich auf. In dieser friedlichen Gesellschaft sind die obengenannten Colymbeteslarven und zahlreiche Larven von Agabus und Rhantus die Wölfe, die sich besonders von den Mückenlarven ernähren.

Es dreht sich hier besonders um die Arten A. fuscipennis, guttatus und chalconotus. Schon in den ersten Tagen im Mai trocknen die Teiche häufig ein; gleichzeitig hat die erste Brut der Mücken sich entwickelt, und die Dytiscidenlarven, die nun alle erwachsen sind, verpuppen sich in dem Boden oder unter dem Moos der alten Erlenstümpfe, aus denen ich Larven und Puppen 1911 ausgegraben habe; 14 Tage später kroch Agabus fuscipennis aus. Soweit meine Erfahrung geht, sieht man den ganzen Sommer hindurch nur sehr wenig von diesen Frühjahrstieren. Die meisten Individuen übersommern wahrscheinlich unter dem Laub der ausgetrockneten Wasserlachen; dort habe ich jedenfalls im August die Tiere vereinzelt gefunden. Sobald der Boden im Herbst wieder Wasser bekommen hat, treten sie, obwohl nur vereinzelt, auf. Vergebens habe ich nun drei Jahre nacheinander, besonders ungefähr vom 10. November bis 10. Dezember, hier Eier gesucht. Ca. 14 Tage, nachdem die Löcher mit Wasser ge-

füllt worden waren, 1912 ca. am 15. Nov., beherbergten sie aber zahllose kleine schwarz- und weißgeringelte Agabus- und Rhantuslarven. In demselben Teich sind alle diese Larven gleich groß; in nahe aneinander liegenden Teichen kann man sie aber in sehr verschiedenen Häutungsstadien treffen; in solchen, die längere Zeit Wasser gehalten haben, befinden sie sich im letzten Häutungsstadium und sind ausgewachsen. Ich vermute, daß die Imagines ihre Eier im Herbst mit dem ersten Regen abgelegt haben: in Torfgräben hat nämlich sowohl Böving als auch ich im Oktober und November in untergetauchten, halbverwesten Blattstielen von Alisma Agabus- und Rhantuseier gefunden. Im ganzen sind die Agabus- und Rhantuslarven im Monat Dezember, selbst wenn die Torfgräben mit Eis bedeckt sind, nicht selten. Nach Entfernen des Eises habe ich oft mit meinem Netz in einem einzigen Fang deren 10—12 bekommen. Die Teiche wurden im Winter regelmäßig beobachtet, und unter dem Eise die Larven in verschiedenen Entwicklungsstadien teils in zweiter, teils in dritter Häutung (d. h. teils mit geschlossenen, teils mit offenen Seitenspirakeln) gefunden. Oft frieren die Teiche vollständig zu, das Eis liegt wie eine Decke über dem gefrorenen Boden; selbst dies tut den Larven nichts. Sobald die Sonne kommt und ein kleiner Saum von Wasser an den sonnenbeschienenen, nach Süden gelegenen Ufern erscheint, finden die Larven sich hier ein. Daß sie unter dem Eise überwintern können, steht außer Zweifel; ob sie es immer tun ist etwas anderes Xambeu (1898, S. 33) gibt für A. chalconotus an, daß die Larve in einer Höhe von 2200 bis 2400 m über dem Meere unter dem Eise überüberwintern. Sie liegen hier „immagés durant tout l'hiver recouvert d'une épaure couche de glace". Sie kriechen im März aus und sind in voller Aktivität, trotzdem die Teiche noch eisbedeckt sind.

Für Agabus bipustulatus gibt Xambeu (1898, S. 29) für hochgelegene Seen an, daß die Larve unter den Steinen überwintert. Es darf in diesem Zusammenhang darauf aufmerksam gemacht werden, daß alle die hier behandelten Larven sehr geschickt auf dem Lande wandern; sie bewegen die Beine wie Laubkäfer und tragen den Bauch hocherhoben über der Erdoberfläche.

Die Larven sind also, soweit vorläufig bekannt ist, alle ausgeprägte, kriechende Ufertiere, die an den Ufern auf Zweigen und den schwimmenden Rasen der Gräser etc. leben. Ihr Schwimmvermögen ist sehr gering; ihre Stellung in dem Wasser ist gerade gestreckt; nur kriechend können sie die Oberfläche erreichen und nur dann von derselben hängen, wenn sie Unterstützungsflächen für die Beine (Blätter etc.) finden. Sie sind alle recht träge, langsame Tiere, deren

Hauptnahrung wahrscheinlich hauptsächlich aus kriechenden Tieren, die auf der Vegetation leben, besteht. Über die Respiration siehe später.

Platambus maculatus.

P. maculatus weicht von den meisten übrigen dänischen Dytisciden darin ab, als er die Brandungsufer größerer Seen bewohnt; dort habe ich ihn zahlreich gefunden. Besonders im Frühjahr ist er als Imago außerordentlich häufig. Er findet sich hauptsächlich in den Höhlen der Kalkinkrustationen der Steine und in den Löchern umgestürzter alter Bäume. Übrigens lebt P. maculatus hier als Imago das ganze Jahr hindurch und ist auch im Winter in Kältestarre teils im Wasser, teils unter den Steinen des Ufers zu treffen. Merkwürdigerweise ist es mir nicht gelungen, die von Schiödte (1864, Taf. VI, Fig. 1) beschriebene Larve zu finden. Sie soll ein Herbsttier sein und soll nach Schlick (1895, S. 10) überwintern; am 21. April wurden Larven in Maulwurfshaufen gefunden:

Soviel mir bekannt ist, hat man nur ausgewachsene, verpuppungsfähige Larven gefunden. Ich betrachte es als ganz ausgeschlossen, daß ihre eigentliche Heimat die Steine sind, unter welchen man die Larven im Herbst findet. Sie sind wahrscheinlich anderswo zuhause. Einmal, als ich auf ca. 3 m Wassertiefe in dem Furesee über Elodearasen dredgte, bekam ich eine ca. 1 cm lange Larve, die sich eben gehäutet hatte und wahrscheinlich in zweiter Häutung war. Sie glich der Zeichnung Schiödtes von der Platambuslarve sehr, ließ sich aber nicht näher bestimmen. Daraus glaube ich schließen zu dürfen, daß sie ihre Heimat auf den weiten Elodearasen in ca. 3 m Wassertiefe haben, und daß sie sich wie ihre Genossen aus dem Genus Agabus im Winter ganz von der atmosphärischen Luft emanzipiert haben; dies muß aber näher geprüft werden. Auch die Eier habe ich bisher immer vergebens gesucht.

Ilybius fenestratus.

Unmittelbar nachdem das Eis geschmolzen ist, findet man an den Ufern der Teiche die schwarzen, oft weißgefleckten Ilybiuslarven. Die Larve, die man an den Ufern größerer Teiche findet, gehört beinahe immer zu I. fenestratus, der wegen seiner hellen Farbe gut gekennzeichnet ist.

Im Gegensatz zu den übrigen Ilybiusarten und meines Wissens auch zu den meisten übrigen Dytisciden kann I. fenestratus sowohl als Larve als auch als Imago weit entfernt vom Lande in dem äußersten

Teil der Potamogetonregion der — hauptsächlich größerer — Teiche leben. In den Versuchsteichen habe ich das Tier drei Jahre lang regelmäßig beobachtet. Die Imagines sind in der Potamogetonregion im Juli und August sehr häufig. Die Eier werden in Stengeln der Potamogeton versenkt (Taf. I, Fig. 8), sind aber außerordentlich schwer zu beobachten, weil äußerliche Verletzungen sich nicht finden. Nur wenn man junge Stengel gegen das Licht hält, kann man die weißen gedrungenen Eier als dunklere Punkte in dem Achsenteil der Stengel entdecken. In der Natur habe ich die Eier nicht finden können. In der Potamogetonregion meiner Versuchsteiche finden sich aber keine anderen Pflanzen. Setzt man im Juli oder August Ilybius fenestratus, die man oft in einer Anzahl von 10—12 in einem Fange bekommen kann, in ein mit Potamogeton natans bewachsenes Aquarium, so beginnen die Tiere bald die Stengel mit Eiern zu belegen. Planktonfänge, die von den folgenden Daten herrühren: 19. August 1909, 25. August 1910, 13. September 1910, 28. September 1910, 1. Oktober 1908, 12. Oktober 1907, 26. Oktober 1908, 13. Oktober 1910, 28. Oktober 1908, 5. November 1908, 1. Dezember 1908, 28. Februar 1907, belehren uns nun über folgendes. Mitte August findet man in den Planktonfängen ganz kleine, großköpfige Larven. Die Farbe ist hellgrau, nur der Kopf ist schwarz. In der Potamogetonzone wachsen sie heran; im Oktober haben sie ihre Größe verdoppelt, und noch im November, wenn sie schon ganz erwachsen sind, sind sie nicht verschwunden. Jedenfalls bis dahin sind die Potamogetonteppiche ihre eigentliche Heimat. Sie kriechen hier von Blatt zu Blatt, schwimmen in den kleinen, freien Wasserflächen zwischen den Blättern und ernähren sich laut Aquarienbeobachtungen hauptsächlich von Ephemeriden, von denen die Potamogetonregion wimmelt. Noch am 28. Februar, nachdem der Teich nach einer langen Frostperiode wieder eisfrei wurde, fanden die Larven sich recht häufig auf den verwesten Blättern herumkriechend. Es unterliegt also keinem Zweifel, daß sie unter dem Eise überwintern können. Die Erwärmung der Litoralregion im Frühjahr unter dem Eise bewirkt, daß sie die sonnigen Ufer aufsuchen; hier kann man sie jedenfalls von Februar bis April-Mai regelmäßig finden, doch geht die Einwanderung in die Ufer vielleicht etwas früher vor sich. Auf verschiedenen Plätzen in Nordseeland wurden sie am 7. April 1908, 8. April 1909, 10. März 1910, 25. März 1910, 2. Mai 1911 mit Ketscher an den Ufern gegriffen. Anfangs Mai verschwinden sie, ohne Zweifel verpuppen sie sich in den schlammigen Ufern, doch war die Puppe leider nicht zu finden. In den letzten Tagen des Mai treten die Imagines in den Versuchsteichen und

anderswo in zahlloser Menge an den Ufern auf; sie sind alle weich und eben ausgeschlüpft. Von ca. dem 15. Juni an finden die Imagines sich über die ganze Oberfläche verstreut.

Entsprechend ihrem Aufenthaltsort, weit entfernt von den dunkelgefärbten Ufern, wo die übrigen braunen oder schwarzen Dytiscidenlarven hauptsächlich leben, ist die I. fenestratuslarve von allen mir bekannten Dytiscidenlarven am hellsten gefärbt. In der hellbraunen Grundfarbe sind zahlreiche weiße Flecken zerstreut, und diese können sich besonders auf dem Kopf und dem Prothorax zu größeren Flecken oder Bändern vereinigen. Die Farbe ist äußerst variabel; nicht selten findet man Tiere, wo die weiße Farbe die braune überwiegt.

Über die übrigen Ilybiusarten liegen genaue Beobachtungen nicht vor; die Eier sind hier unbekannt. Durch Meinerts und Schlicks Arbeiten sind die Larven der meisten dänischen Arten bekannt. In meiner Sammlung befinden sich Larven mehrerer Arten; sie sind alle im Winterhalbjahr in ganz kleinen Teichen nahe am Ufer gefangen. Wie schon Schlick (1894, S. 302) angegeben hat, überwintern wahrscheinlich alle unsere Ilybiusarten hauptsächlich als Larven, verpuppen sich im Frühjahr und kommen im Frühsommer als Imagines hervor. Daß sie auch als Imagines überwintern, ist sichergestellt; man findet sie im Winter oft unter Moos, nahe an den Ufern. Bisher habe ich sie nicht unter dem Eise getroffen.

Tribus Dytiscinae. — Dytiscus.

Die großen Dytiscen sind bekanntlich als Imagines nicht ganz leicht voneinander zu unterscheiden; in der Umgebung von Frederiksborg ist D. marginalis (der Gelbrand) sehr allgemein, auch der schwarzbauchige D. punctulatus und der große D. dimidiatus kommen häufig vor; viel seltener sind D. circumcinctus und D. circumflexus. D. latistimus (den Breitrand), der schon früher ebenfalls bei Frederiksborg gefangen sein soll (Rye 1906, S. 22), habe ich nur selten gesehen; er kommt auch in der Umgegend von Frederiksdal und dem Furesee vor; leider aber so selten, daß ich ihn nicht regelmäßig beobachten konnte. D. lapponicus habe ich bisher nicht gesehen, er soll in Ziegeleigraben vorkommen. Buchanan White (1882, S. 145) hat das Tier in Scotland besonders untersucht. Er findet sich hier ca. 2000 Fuß über dem Meere in Kleinseen, deren Boden mit Steinen bedeckt ist; unter diesen Steinen sehr nahe am Ufer „where the depth would not be more than 5—6 inches“ liegen die Tiere. Das Tier soll im Wasser sehr schön

sein, „pale brown with resplendent green reflections and numerous fine pale yellow longitudinal lines.“ Es scheint, daß sie von Salamandern leben können (Buchanan White). An ganz ähnlichen Stellen soll D. marginalis in den Teichen des Oberharzes „die selten nur an den Ufern Pflanzen aufweisen“ vorkommen; hier verlegt er seine Lauerplätze unter die felsigen Ufer (Friedrich 1907, S. 74).

Meine Beobachtungen beziehen sich beinahe alle auf die drei Arten D. marginalis, punctulatus und dimidiatus, die zwischeneinander in sehr vielen Teichen vorkommen. Zahlreiche Beobachtungen in der Natur liegen vor, und mehrere Jahre nacheinander sind sie in meinen Aquarien studiert worden.

Die Aquarien stehen im Schatten, können aber von hinten mit elektrischem Licht beleuchtet werden. Durchlüftung wurde nicht gern benutzt, weil die Luft die Tiere stört, dann und wann Wasserleitung; die Aquarien waren reichlich mit Pflanzen besetzt, erst mit Utricularia und Myriophyllum, später nachdem die Pflanzen verwest waren und sie ihre Dauerknospen gebildet hatten, mit Ceratophyllum, Stratiotes und Riccia natans. Der Boden ist rein, wenn die Tiere eingesetzt werden, der Detritus der absterbenden Pflanzen bleibt aber liegen. Die Tiere werden nur sehr wenig gefüttert, höchstens alle 14 Tage (Futter: Regenwürmer). Das Wasser wird nur wenn es dringend notwendig ist (nach den Fütterungstagen) erneuert; die Temperatur des Wassers geht in dem Hauptzimmer nicht unter 0 und steigt nicht über 10. In einem besonderem Raum frieren die Aquarien im Winter zu.

Mit den großen Dytiscen und ihren Larven ist bekanntlich sehr viel gearbeitet worden. Besonders aus letzter Zeit liegen sehr zahlreiche Arbeiten vor. Die Respiration und das Tracheensystem der Larve ist von Brocher 1910 und 1911 und Portier 1911 untersucht worden, das Nervensystem von Holste 1910, das Chitinskelett von Euscher 1910, das Respirationsystem von Alt 1912, die Sehorgane von Günther 1912, die Muskulatur von Bauer 1910, der Verdauungskanal und die Physiologie der Verdauung von Portier 1911, Rungius 1910 und 1911, Deegener 1910, das Blutgefäßsystem von Oberle, die männlichen Geschlechtsorgane von Tunner y Károly 1905; die Vordertarsen des Männchens von Törne 1910 und Chatany 1911; die Eibildung und Embryonalentwicklung von Henderson 1907, Schäfer 1907, Günthert 1910 und Korschelt 1912. Gleichzeitig sind eine große Menge halbpopulärer Arbeiten über die Biologie der großen Dytiscen erschienen; mehrere dieser Arbeiten, die nur wenig bekannt sind, ent-

halten oft richtige und gute Beobachtungen, die in dem folgendem erwähnt werden sollen.

Die meisten meiner Beobachtungen betreffen die Paarung, die Eiablage, die Überwinterung, den Dimorphismus des Weibchens und die Hydrostatik des Dytiscidenkörpers; auch über das Puppenstadium und das Ausfärben der Tiere kann diese Arbeit ein wenig Neues bringen. Was die Verdauungsprozesse, die Flug- und Lautphänomene anbelangt, habe ich mich hiermit nur wenig beschäftigt. Weil aber die Literatur hier sehr zerstreut ist, habe ich sie kurz gesammelt und die Haupt- und Streitfragen auseinandergesetzt.

Die Paarung.

Um die Paarung zu studieren, läßt man am besten mehrere Weibchen einige Tage in einem Aquarium herumgehen; direkt aus der Natur geholt, wird ein Männchen hineingesetzt. Dieses stürzt sich beinahe augenblicklich auf das Weibchen los. Von D. punctulatus und dimidiatus habe ich nur gefurchte Weibchen gehabt, von marginalis sowohl gefurchte als auch glatte. Wir werden erst D. punctulatus oder den schwarzbäuchigen Dytiscus betrachten.

Das Männchen stürzt sich auf das Weibchen; ganz momentan werden die Vorderbeine auf dem Prothorax niedergeschlagen und sogleich in der bleibenden Stellung befestigt. Die Scheiben ruhen nahe an der Mitte des Seitenrandes, die Klauen sind um den Rand geschlagen. In dem Augenblick, wo das Weibchen gegriffen wird, bekommt das Tier einen so kräftigen Stoß, daß sie beide lotrecht in dem Wasser stehen. Die Mittelbeine werden entweder in der Mitte der Elythren angebracht oder weit hinten. Die Schienen stehen dabei lotrecht, die Tarsalglieder liegen den Elythren angepreßt, die Klauen sind um den Rand der Elythren geschlagen. Werden sie in der Mitte angebracht, dann wird der Sporn in einer der inneren Furchen der Elythren des Weibchens angestemmt. Die Hinterbeine sind entweder weit nach vorn und bogenförmig aufwärts geschlagen, am meisten werden sie aber abwärts wagerecht über dem Rücken des Weibchens getragen. Entweder ruht das Männchen allein auf den vier Unterstützungspunkten auf dem Rücken des Weibchens, oder es schafft sich einen fünften, indem der Episternaldorn des Prothorax beinahe auf dem Scutellum des Weibchens ruht. Das Haupt des Männchens ist vorwärts gestreckt mit seitwärts ausstehenden Fühlern; die des Weibchens werden mehr vertikal abwärts gehalten. Die Beine des letzteren werden nahe an den Körper gebracht, nur sind die Hinterbeine oft

bogenförmig vorwärts und aufwärts geschlagen. Auf die wundervollen Vordertarsen des Männchens und ihre Funktionsweise gehe ich hier nicht ein. Ich verweise auf Chatanys (1911, S. 395) und Törnes (1910, S. 415) Arbeiten. Miall (1895, S. 57) behauptet, daß man oft die gestielten Saugnäpfe des Männchens auf dem Prothorax des Weibchens findet; bisher ist dieses mir nicht gelungen.

Die Tiere halten sich am meisten in den mittleren Wasserschichten auf, leicht auf die Pflanzen gestützt; lange pflegen sie nicht an der Oberfläche zu hängen. Fünf Tage habe ich ein Männchen ununterbrochen auf dem Rücken des Weibchens gesehen. Dann und wann suchen die Tiere die Oberfläche und vertikal hängend atmen sie beide. Über die Respiration siehe später. Ein eigentümliches stunden- oder tagelang dauerndes Liebesspiel beginnt nun. Indem das Männchen bald mit seinem linken, bald mit seinem rechten mittleren Bein auf das Weibchen drückt und gleichzeitig damit, wechselweise mit dem rechten und linken Hinterbein schlägt, taumeln die Tiere schaukelnd und wackelnd vorwärts durch das Wasser. Sie gleichen Schiffen auf hoher See, die von den Wellen seitwärts getroffen werden. Hören die Bewegungen auf, und haben sie sich — überkompensiert wie sie sind — unter ein Blatt gelegt, sieht man das Männchen sein linkes oder rechtes Bein des mittleren Beinpaares lösen und mit diesem quer über die Furchen des Weibchen streichen. Der Apparat, mit dem es streicht, ist ganz deutlich der Sporn. Solange das Männchen streicht, hört man einen kratzenden Laut, der aus 5—6 gleichartigen Tönen besteht.

Stundenlang kann diese Musik dauern und wird bald mit dem rechten, bald mit dem linken Mittelbein ausgeführt. Haupt (1907, S. 441) teilt mit, daß auch er, wenn die Tiere (D. dimidiatus) in Paarung waren, Töne — in diesem Fall — „mehrere schnelle aufeinanderfolgende helle Klopftöne“ hören konnte. Sie wurden dadurch hervorgebracht, „daß der Rücken des Weibchens gegen das Brustschild des Männchens stieß. Ich vermag nicht mit Bestimmtheit zu sagen, welcher von beiden der aggressive Teil war, aber das eine sah ich bestimmt, bei jemaligen Klopfen wurden die Geschlechtsorgane hervorgeschoben und die Paarung begann. Dieses Spiel wiederholte sich bis gegen Mitternacht 10—12 mal. Das Klopfen war immer die Aufforderung zum Anfang des Geschlechtsakts.“ Ich habe diese Beobachtungen leider nicht bestätigen können.

Endlich beginnt die eigentliche Paarung. Ohne seinen Halt mit den Vorder- und Mittelbeinen aufzugeben, ruscht das Männchen, indem die Gelenke zwischen den Beinen gebogen werden, abwärts; die drei

letzten von einer silberglänzenden Luftblase bedeckten Hinterleibssegmente werden abwärts gestreckt. Wie Haupt (1907, S. 441) angibt, bilden die beiden Rutenklappen des Männchens, die auf der Rückenseite durch eine gelbe, oft silberglänzende Haut verbunden sind, und an den Seiten einen sehr dichten goldglänzenden Haarbesatz tragen, beim Akt einen wasserdichten Verschluß um die weibliche Vaginalöffnung. Der dünne Penis wird dann sehr vorsichtig fühlend in die sehr schmale Vagina eingeführt. Die Hinterbeine des Männchens werden horizontal nach hinten gestreckt und scheinen eine für das Kopulationsorgan führende Rolle zu spielen. Die eigentliche Paarung, die von einer oft einen ganzen Tag dauernden Reihe von vergeblichen Versuchen eingeleitet wird, dauert ca. 15—20 Minuten. In dem einzigen Fall, wo ich wahrscheinlich diese sah, war nicht allein das Abdomen des Männchen stark abwärts gebogen, das Weibchen bog gleichzeitig ihre Abdomen aufwärts und die Querspalte zwischen 8. und 9. Segment war weit geöffnet. Régimbart hat während der Paarung das Männchen mit einer Scheere durchgeschnitten, was mir leider nicht gelang. Er hat dann konstatieren können, daß die Spermamasse in die Bursa copulatrix eingegossen wird. Ich verweise übrigens hier auf die schöne Beschreibung Régimbarts (1875, S. 201; 1877, S. 263).

Wir wenden uns nun von diesen Aquarienbeobachtungen zu den Beobachtungen in der Natur. Wenn man in den Wintermonaten Dytiscidenweibchen mit dem Kätscher aus den Teichen holt, sind sie beinahe alle mit einer weißen Kittmasse auf den letzten Bauchsegmenten eingeschmiert. Sobald die Eiablage im Frühjahr beginnt, verschwindet die Kittmasse, und in den Sommermonaten habe ich sie bisher nie beobachtet. Sie findet sich oft in der Literatur erwähnt (Reiche 1867, S. III; Régimbart 1870, S. 46; Leydig 1891, S. 41). Die Kalotte soll nach Régimbart aus Sperma bestehen, die im Wasser erhärtet. Richtiger ist sicherlich Leydigs Angabe (1891, S. 52), daß es die „akzessorischen Geschlechtsdrüsen des Männchen sind, welche ihr Sekret nach außen pressen und daß dieses Sekret dann zur Platte auf dem hinteren Bauchring des Weibchen erstarrt". Das Männchen füllt den weiblichen Ausführungsgang pfropfenförmig und beschmiert auch die ganze Unterseite des letzten Abdominalsegments. Die Tiere können wie früher respirieren und ungehindert geht die Defäkation vor sich; ehe jener Pfropfen entfernt ist, kann eine erneute Paarung aber nicht vor sich gehen. In den Aquarien wird er von dem Männchen wieder entfernt, was sicherlich nicht in der Natur geschieht. Die Tiere überwintern mit der Kalotte; alle die Weibchen, die ich im Dezember und

Januar gefangen habe, waren damit versehen. Im Frühjahr müssen die Weibchen sie entfernen. Régimbart (1877, S. 273) hat dies direkt beobachtet, ferner daß die Weibchen keine Kalotte bekommen, wenn die Paarung im Februar oder März vor sich geht. Die Kalotte ist sehr groß und deutlich bei D. marginalis und dimidiatus; viel kleiner bei punctulatus, wo sie auf einen schmalen Streifen beschränkt ist. Sie soll auch bei Cybister vorkommen; dagegen habe ich sie bei allen den übrigen Dytisciden auch den Acilien vergebens gesucht.

Untersucht man im Oktober bis November die inneren Geschlechtsorgane der Männchen, so sieht man, daß diese einen sehr großen Teil des Abdomens ausfüllen; besonders die Epididymis strotzt von den eigentümlichen Doppelspermien, die von Auerbach (1893, S. 185), Ballowitz (1893, S. 505) zuerst gefunden worden sind. Daß sie erst in der Epididymis gebildet werden, hat Schäfer (1907, S. 535) nachgewiesen. Voinow (1902, S. 176) hat gezeigt, daß Cybister Roeselii zwei verschiedene Arten Spermatogenese besitzt, „qui conduisent à la formation de deux éspèces de spermatozoides. Ces deux processus ont lieu à des époques differentes de l'année: du mois de février et aux mois de juin." Die Winterspermatogenese, die, soweit mir bekannt ist, noch nicht näher studiert worden ist, ist im Gegensatz zu der Sommerspermatogenese „complétément atypique". Diese eigentümlichen Verhältnisse gelten aller Wahrscheinlichkeit nach nicht für die Dytiscusarten.

Untersucht man in denselben Monaten Oktober, November, die inneren weiblichen Geschlechtsorgane, dann findet man diese nur außerordentlich wenig entwickelt; so ist auch das Verhältnis im Januar und Februar. Erst in den letzten Tagen des April beginnen sie recht plötzlich stark zu wachsen und füllen im April und Mai einen sehr großen Teil des Abdomens aus. Die neueren Arbeiten von Henderson (1907, S. 644) und Schäfer (1907, S. 535) geben wichtige Beiträge zur Eibildung bei den Dytisciden, enthalten aber keine Beiträge zu den Fragen, die uns hier beschäftigen.

Von der Fortpflanzungsgeschichte der großen Dytiscen können wir also nun als sichergestellt betrachten, daß die Paarung hauptsächlich im Herbst stattfindet, und daß die Spermatozoen in der Bursa copulatrix des Weibchens lebenskräftig überwintern. Die Eier werden erst im April und Mai reif, und die eigentliche Befruchtung findet erst dann statt; eine eigentümliche Erscheinung, die bekanntlich bei weitem nicht allein steht.

Die allgemeine Auffassung in neueren Arbeiten scheint die zu sein, daß die eigentliche Paarung in den März—Juni fällt (Wanke 1904, S. 310), was gewiß nur teilweise richtig ist. Andere (v. Scheidt 1909, S. 47) heben jedoch hervor, daß sie Anzeigen für die beginnende Kopulation im Oktober fanden.

Man hat oft die Meinung ausgesprochen, daß für die Männchen der Coitus mit gefurchten Weibchen leichter wäre als mit glatten (die Literatur hierüber siehe später). Im November setzte ich zwei Weibchen, ein glattes und ein gefurchtes und ein Männchen von D. marginalis in ein Aquarium. Das Männchen stürzte sich augenblicklich über das gefurchte Weibchen, sicherlich, weil es dieses zuerst spürte. Die Paarung folgte und am nächsten Tag trug das Weibchen seine weiße Kalotte; das Männchen saß noch auf dessen Rücken. Nun wurde das Weibchen in Formalin konserviert. Das Männchen schwamm wütend umher. Um das Weibchen in Formalin zu werfen, brauchte ich nur eine halbe Minute; als ich wieder in das Aquarium sah, wer schildert meine Verwunderung, als ich nun das Männchen in Paarungsstellung auf dem glatten Weibchen bemerkte. Ein schöneres Beispiel dafür, daß diese wenigsten eben so leicht als die gefurchten gegriffen werden, kann man sich sicherlich nicht verschaffen. Den nächsten Tag trug auch dieses Weibchen ihre weiße Kalotte, und nun wurde es auch konserviert. Es darf nur betont werden, daß, trotzdem ich die Tiere mehrere Stunden beobachtete und ihr Liebesspiel ansah, ich nie Gelegenheit hatte, das mittlere Beinpaar spielend über die glatten Elythren fahren zu sehen und keinen kratzenden Laut hörte.

Die Eiablage.

Die folgenden Beobachtungen über Eiablage beziehen sich beinahe alle auf die Arten D. punctulatus, marginalis und dimidiatus, besonders die zwei letzten Arten. Sobald das Eis geschmolzen ist, vielleicht schon früher, beginnt die Eiablage. Preudhomme de Borre (1887, S. 15) gibt auch für D. latissimus an, daß die Tiere sich zeigen, sobald das Eis geschmolzen ist; die ♂ 1—2 Wochen früher als die ♀. 1910 wurden die ersten Eier am 7. April, 1911 am 17. April gefunden; die letzten fanden sich 1910 am 3. Juni und 1911 am 16. Juni. Man darf also sagen, daß die Eiablage ca. zwei Monate dauert. Die in den ersten Tagen des April gefundenen Eier rühren wahrscheinlich von D. punctulatus her, die von Mitte Juni, die sehr groß sind, unzweifelhaft von D. dimidiatus. Im übrigen gleichen die Eier einander sehr;

die Farbe ist gelblich-weiß, die Form schwach gekrümmt, die Pole sind abgerundet, L : B = 3 : 1.

Die Eier werden in sehr verschiedene Pflanzen abgelegt; sie sind bisher in den Blättern von Iris, Scheiden von Glyceria spectabilis, Stengel von Ranunculus lingua, Blätter von Typha angustifolia und latifolia, Blattstiele von Alisma plantago gefunden worden. Die Pflanzenteile, die die Eier beherbergen, sind immer vertikal gestellt, und die Pflanzen, die gewählt werden, sind immer sehr kräftig, weil sie das Gewicht der schweren Käfer während der Eiablage tragen und denselben, ohne sich zu biegen, feste Stützpunkte liefern müssen. Nur einmal wurden Eier in horizontal ausgebreiteten Blättern von Wasseraloë (Stratiotes aloides) gefunden; weil diese regelmäßig sowohl 1910 wie 1911 in Mooren, wo der kleine D. punctulatus gemein war, auftraten, und weil die Eier viel kleiner als die in Iris usw. waren, wird vermutet, daß sie von dieser Art herrühren.

Die Eier werden ferner immer an lebenden Pflanzen und immer in den mesenchymatischen Geweben der Gewächse entweder zwischen der Ober- und Unterseite des Blattes (Iris, Glyceria, Typha) oder in dem sehr luftgefüllten Gewebe der Blattstiele von Alisma angebracht. Von Pflanzen, die die Tiere scheinbar meiden, dürfte besonders Scirpus, worin ich nie Eier sah, erwähnt werden. Wenn Sopp angibt, daß die Eier von D. punctulatus „with nearly a third of its length protruding are inserted in each grove“ (1906, S. 1), haben wir es hier vielleicht mit einem anormalen, wahrscheinlich einem Aquariumphänomen zu tun.

Im April 1912 fand ich ein Exemplar eines gefurchten Weibchens von D. latissimus. Es wurde in ein Aquarium mit wachsenden Iris gebracht und mit reichlichem Futter (Salamandern, Karauschen) versorgt. Weil die Larve wenig bekannt ist, wollte ich sehr gern haben, daß das Tier Eier legen sollte. Leider wurden diese nicht in den Pflanzen angebracht, sondern lose in dem Detritus des Aquariumbodens abgelegt; dies ist sicherlich für das Tier anormal. Zufällig konnte ich die Eiablage direkt beobachten. Die Vulva war ausgestreckt und die kleine runde Öffnung klaffend, das Ei glitt ganz langsam auswärts und fiel zu dem Boden. Später sammelte das Tier Detritus in einem Haufen über dem Ei zusammen.

Die Eier werden immer unterhalb des Wassers angebracht. Weil aber die Eiablage beinahe immer im Frühjahr in vertikal schnellwachsende Sumpfpflanzen, die schon im Mai hoch über dem Wasserspiegel aufragen, vollzogen wird, geschieht es besonders in regenlosen Frühjahren häufig,

daß die Eier schnell mit den Pflanzen aus dem Wasser emporwachsen. Solche Eier werden beinahe immer von Schmarotzern angegriffen; dann hört die Entwicklung des Dytiscuseies auf. Weil nun die Schmarotzer sich erst im Juni bis Juli entwickeln, finden sich die Dytiscuseier, die jetzt nichts anderes als braunschwarze Säcke sind und bis zu 20 Schmarotzer enthalten, oft ca. $^1/_2$ m über dem Wasserspiegel. Selbst wenn die Eier rechtzeitig im Wasser ausgebrütet werden, bewahren die Pflanzen das ganze Leben hindurch doch die schwarzbraunen Flecke, die mit Sicherheit angeben, wo einst im Frühjahr die Dytiscen ihre Eier den Pflanzen anvertraut haben. Jene Flecke werden oft Angriffspunkte für Phycomyceten und Mucoraceen, die wie weiße, wollige Halbkugeln sich um die Flecke ausbreiten.

Die Taschen (Taf. I, Fig. 9, 10 und 11), welche die Eier enthalten, sehen überall gleichartig aus; oberhalb findet sich eine ca. 5 mm lange Öffnung, von der aus sich abwärts eine 10—15 mm lange und 4 mm breite Höhle hineinsenkt. Die Eilogen sitzen gewöhnlich reihenweise übereinander, oft in einer Anzahl von 8 bis 12.

Wo man es mit reitenden Blättern wie bei Iris und Glyceria zu tun hat, wird das Blatt oft mit zwei Reihen versehen; die Löcher sind gern längs der Mittelrippe des Blattes angebracht. Indem das Ei wächst, wölbt sich das Blatt polsterförmig darum empor; die Wölbung ist immer an der Innenseite der reitenden Blätter, da wo sie am dünnsten sind, am stärksten.

Die Eier werden nicht in den Eilogen mit einer Kittmasse fixiert; sie sind mit zwei Eihäuten versehen; die äußere die recht dick und bräunlich ist, schmiegt sich eng an die Wände der Eihöhle an, und zerreist wenn man diese öffnet. Sie ist eigentlich als eine Bekleidung der Loge anzusehen; in dem einen Ende ist sie oft mit einem kleinen oben zugespitzten, an den Rändern gezackten Knopf ausgestattet. Die innere Eihaut ist außerordentlich dünn.

Mehrmals und immer in den Morgenstunden habe ich in der Natur die Tiere bei der Eiablage überrascht. Im allgemeinen sitzen die Weibchen mit dem Kopfe aufwärts; die starken Klauen sind, indem sie die Pflanzen mit den beiden vordersten Beinen umklammern, in das Gewebe eingeschlagen; die hindersten hängen frei herab. Man sieht, daß das Abdomen auf und nieder geht, den Stachel kann man natürlich nicht sehen. Um eine Eiloge zu verfertigen und ein Ei zu legen, braucht das Tier nur 1 bis 2 Minuten, dann rutscht es ein wenig auf oder nieder und macht eine neue Eiloge. Das Ei wird immer ca. 2—3 mm hinter der Öffnung angebracht, und die Ränder der Narbe schmiegen

sich so dicht aneinander an, daß das Wasser nicht hineindringt; das Ei liegt immer trocken. Ganz zweifellos kommt die Eiablage in der Weise zustande, daß das Tier das Loch mit dem Stachel bohrt; wenn der Stachel das lockere Gewebe durchstochen hat, tritt die Vulvatube aus dem Stachel heraus, schneidet durch Druck mit der scharfen Unterkante das Gewebe entzwei und erweitert dadurch das Loch; dann wird das Ei gelegt.

Oft findet man 10 bis 12 Eier auf einem Irisblatt, welches dann mit seinen vielen hervorgewölbten Eilogen ein ganz bizarres Aussehen hat. In die Blattstiele der Alisma werden die Eier so tief versenkt, daß man bei einer äußeren Untersuchung nur schwer ahnen kann, daß sie Dytisceneier herbergen; sie können hier in sehr großer Menge vorkommen ca. 30 bis 40 in einem Blattstiel. Die Pflanzen leiden dabei sehr. In mehreren Seen Nordseelands werden besonders die Alismen im Frühjahr so stark mit Dytiscideneiern beladen, daß die ganze Ufervegetation im Mai ein recht abgewelktes Aussehen bekommt; bald sprießen neue Blätter hervor und diese werden jedenfalls nur in geringem Grade von Dytisciden gebraucht.

Wie oben gesagt habe ich nie später als 16. Juni Eier gefunden; in unseren Breiten kommt regelmäßig nur eine Generation jedes Jahr zur Entwicklung. Vereinzelt wird man wahrscheinlich im November und Dezember Eier finden können; diese gehören dann sicherlich D. punctulatus an, hierüber siehe später.

Wenn man Pflanzen mit Eiern in Aquarien einsetzt, sieht man bald die Jungen auskriechen. Indem das Ei während der Embryonalentwicklung wächst, erweitert sich die Narbe; eine kurze Zeit sieht man den Kopf der Larve in der Öffnung stecken; der übrige Körper liegt noch in der Eischale. Auf dem Kopfe sitzen zwei schwarzbraune Dornen, die später bald abfallen; sie spielen wahrscheinlich eine Rolle als Eizähne.

Das Tierchen schiebt sich, indem es seinen Vorderkörper langsam schwingend bewegt, aufwärts aus dem Loch, und nachdem es noch einen kurzen Moment wie ein starrer Stab lotrecht, beinahe parallel mit dem Stengel hervorragt, schlagen die Beine, die erst an den Körper angedrückt liegen, plötzlich nach außen. Dann befreit es auch sein Abdomen und in derselben Minute in der es seine Wiege verlassen hat, ruht es auf seinen großen, starken, befiederten Beinbogen schwebend im Wasser. Es kann aber auch geschehen, daß die Larve kriechend die Oberfläche erreicht. Gleichzeitig damit, daß der Körper sich frei in dem Wasser eingestellt hat, schlägt das Abdomen, soweit ich sehen

konnte, weil der Darm hinten Luft enthält, aufwärts und während die Beine sich bewegen, wird der Körper aufwärts geführt. Indem das Tier steigt, berührt die Spitze des Abdomens erst den Wasserspiegel, wo es dann aufgehängt verweilt und die Luft einschöpft. Anfangs hängen die Larven beinahe wie Pflöcke von der Oberfläche hinab, und nehmen erst später die fragezeichenähnliche Stellung ein.

Sopp (1906, S. 5) gibt für D. punctulatus an, daß die Larven „after the first aëration become lighter", was sicherlich richtig ist. Dauern die Versuche, sich von den Eihüllen zu befreien zu lange, so sinken die Tiere zu Boden und erheben sich dann nicht mehr. Oft sieht man auch, daß das Abdomen erst aus den Löchern herauskommt, und der große Kopf sitzt dann in dem Loche festgeklemmt; stundenlang kann dann das Abdomen auf und nieder schwingen, ohne daß es dem Tiere dadurch gelingt, den Kopf loszumachen.

Die neugeborenen Larven besitzen einen verhältnismäßig großen Kopf; die Mandibeln sind stark bogenförmig gekrümmt, weich, unbeweglich und nicht gleich brauchbar; ihre Spitzen, die Klauen und die Ränder des Abdomens sind braun gefärbt, sonst ist der Körper weißlich gelb.

Larvenleben.

Die Larven der großten Dytiscen sind voneinander schwer zu unterscheiden; die von Meinert angegebenen Cbaraktere sind leider nicht stichhaltig. Die Larve von Dytiscus latissimus ist noch nicht sicher beschrieben; nur die kleinköpfige Larve von D. punctulatus ist auf den ersten Blick leicht erkennbar.

In den Aquarien habe ich die Larven von D. marginalis, punctulatus und dimidiatus beobachtet, einmal auch die von circumcinctus. Größere biologische Verschiedenheiten zwischen den Larven treten, soviel mir bekannt ist, nicht auf. Sie wurden in den Aquarien in der ersten Häutung mit Mückenlarven, in der zweiten mit Phryganeenlarven, in der dritten mit Bufolarven gefüttert. Sie durchlaufen nur drei Häutungen; die Farbe ist bei marginalis und dimidiatus in allen drei Häutungen dieselbe, ein mehr oder weniger eintöniges Braun, mit einem besonders auf dem Prothorax breiten hellgelben Streifen. Bei punctulatus und circumcinctus ist in den zwei ersten Häutungen die Farbe mehr hellgelb und jedes Abdominalsegment trägt dann auf dem Rücken zwei rötlich braune Flecken, in der letzten Häutung sind auch sie eintönig braun. Die Larve von D. punctulatus weicht von den übrigen Larven am meisten ab; der Kopf ist kleiner, die Mandibel kürzer und auf dem Prothorax findet sich auf der Unterseite eine

oblonge Platte; sie liegt in den Aquarien oft mehr ausgestreckt als die übrigen Dytiscuslarven. — Was die Mundteile anbelangt, verweise ich auf Burgess (1882, S. 223) und Meinerts (1879, S. 69) Arbeiten. Die Larve wächst unglaublich rasch und kann wenn man ihr reichliches Futter bietet in drei Wochen ausgewachsen sein. Die Häutungen finden wenigstens in den Aquarien, im Hängen an der Oberfläche statt. (Siehe auch Sopp, 1906, S. 5—7.) Unmittelbar nach jeder Häutung, beinahe momentan, folgt die Körpervergrößerung die unglaublich groß ist. Rungius (1910, S. 341; 1911a, S. 267) hat eine schöne Erklärung für den augenblicklichen starken Zuwachs gegeben. Die Larve pumpt sich durch den Mund voll Wasser und es ist nun der Blindsack, der in kurzer Zeit den Kopf erreicht, enorm aufschwillt und durch Innendruck die weiche Cuticula ausdehnt und absteift. Diese Erklärung ist zweifellos richtig. Ich kann seine Beobachtungen vollauf bestätigen und beschränke mich hier darauf, auf seine Arbeiten hinzuweisen. Oft schon am selben Tag (Jessen 1903, S. 274 behauptet bereits nach 3 Stunden) ist die Larve wieder ausgefärbt.

Daß die Gefräßigkeit der Larven besonders in dem letzten Stadium kolossal ist, ist wohl bekannt. (18 caddisworms daily: Sopp 1906, S. 7). Ich habe mehrmals gesehen, wie sie in unglaublich kurzer Zeit die schwarzen Schwärme von Bufolarven dezimieren können. Siehe auch Jessen (1903, S. 274). Portier (1911, S. 122) hat es sehr wahrscheinlich gemacht, daß ein Gift von den Drüsen in den Wänden der Oesophagus sezerniert und in das Opfer eingespritzt wird. Dieses Gift ist so stark, daß größere Tiere wie Kaulquappen, Stichlinge, ja selbst zweisömmerige Forellen (Wanke 1902, S. 340; 1904, S. 310) von den Larven sehr schnell getötet werden. Selbst Menschen können die Wirkung des Giftes fühlen, und nach dem Stiche mehrere Tage an geschwollenen Fingern leiden (Ulmer, 1903, S. 89).

Bekanntlich brauchen die Imagines den Inhalt des Coecums als ein Verteidigungsmittel; die braune, ungemein übelriechende Flüssigkeit wird, wenn man sie greifen will, über die Finger ausgegossen. Meines Wissens tun die Larven dies nie; dagegen brechen sie durch den Mund eine ganz ähnliche braune, aber bei weitem nicht so stinkende Flüssigkeit aus; es ist vermutlich dieselbe oder eine ähnliche, welche eiweißverdauend wirkt und den Opfern durch die Mandibel eingeimpft und dann wieder mit den aufgelösten Muskelsubstanzen eingesogen wird. Bekanntlich bleibt von dem Opfer nichts anderes übrig als die Haut und das innere Chitinskelett. Über die Verdauungsprozesse siehe übrigens die schönen

Untersuchungen von Portier (1911, S. 96). Portier (1909, S. 346) meint, daß die Flüssigkeit aus dem Coecum herrührt; später (1911) scheint er diese Auffassung fallen gelassen zu haben. Rungius (1911a, p. 273) behauptet, was wohl auch viel wahrscheinlicher ist, daß sie aus dem oberen Darmkanal kommt.

Oft habe ich in den Monaten April bis Mai Teiche gefunden, in denen zwischen zahlreichen Organismen auch viele Dytiscuslarven hausten. Besucht man dieselben Teiche im Juni, so ist oft beinahe alles Leben ausgerottet; sie beherbergen nur einige wenige große Dytiscidenlarven, die wahrscheinlich alles andere aufgefressen haben, und nun ganz wie in den Aquarien voneinander leben. In solchen Teichen müssen die Larven in den letzten Tagen ihres Lebens sicherlich sehr stark hungern. Merkwürdigerweise vertragen diese Raubtiere par excellence das Hungern sehr lange. Ich habe große Larven volle drei Wochen ohne alles Futter gehalten. Man kann in dieser Weise die Larvenzeit sehr stark verlängern; sie können dann die alte Haut nicht abstreifen, und diese wird mit Algen, Infusorien (Vorticellen, Acineten u. a.) stark besetzt; oft werden diese Larven ganz grün. Ganz oberflächlich sitzen die Algen jedoch nicht. Mehrmals habe ich Larven getroffen, die die alte grüne Haut abgeworfen hatten und in frisches Wasser augenblicklich übergeführt wurden; nach wenigen Tagen aber bekamen sie schon wieder einen grünen Schimmer.

Wie schon Nagel (1896, S. 53) angegeben hat, nimmt die Larve je nachdem sie hungrig ist oder Beute sucht, zwei verschiedene Stellungen ein. Wenn sie eben eine reichliche Mahlzeit gehalten hat, sitzt sie an Wasserpflanzen verankert, gewöhnlich so nahe an der Oberfläche, daß die Spirakel diese eben erreichen; die Mandibeln sind geschlossen. Wird sie in Aquarien ohne Pflanzen gebracht, sinkt sie langsam zu Boden, und steigt nur um Luft zu schöpfen mit großen Schwimmbewegungen an die Oberfläche; langsam ohne Bewegungen oder träge schwimmend sinkt sie wieder hinunter. Oft ist sie so schwer, daß sie nicht aufwärts steigen kann; nach vergeblichen Versuchen geht sie dann auf dem Boden des Aquariums zugrunde. Portier (1911, p. 133) hat gezeigt, daß ihr Gewicht nach einer guten Mahlzeit von 0,78 bis 1,5 steigen kann. Er hat auch bemerkt, was ich bestätigen kann, daß solche übersättigte Larven das Futter wieder ausbrechen, und dann leichter aufwärts steigen können.

Wenn die Larve hungrig ist, und der Darm beinahe leer, steht sie entweder auf den großen befiederten Beinbogen schwebend in den mittleren Wasserschichten oder hängt von der Oberfläche hinab; die Man-

dibeln sind geöffnet, und wenn eine Beute sich auf ca. 3 bis 4 cm nähert, schlagen diese noch auseinander, und blitzschnell stürzt die Larve sich auf die Beute los. Wie schon Nagel (1894, S. 54) beobachtet hat, wird nur das gegriffen, was sich bewegt; Beutetiere, die sich vollkommen ruhig halten, scheint die Larve nicht zu kennen.

Daß die großen Dytiscidenlarven in Fischteichen sehr gefährlich sind, ist wohlbekannt. Siehe hierüber besonders: Wanke 1902, S. 340; Herman 1902, S. 11; Wanke 1904, S. 310; Reuß 1906, S. 261 und 288 u. a.; Friedrich 1907, S. 75; Meißner 1907, S. 24.

Die meisten Beobachter und Fischzüchter stimmen darin überein, daß die Larven viel schädlicher sind, als die Imagines, und daß besonders der Gelbrand D. marginalis merkwürdigerweise viel schädlicher ist als der Breitrand (D. latissimus), dessen Larve die Fischzüchter zu kennen scheinen, trotzdem sie nicht systematisch beschrieben ist. In manchen Gegenden soll die Hälfte aller Verluste an Brut und Jungfischen der räuberischen Lebensweise dieser Larven zuzuschreiben sein (Reuß 1906, S. 265). Sie sind die Fischotter im kleinen, sagt Wagner in seinem Werk: Die Brutschädlinge der Fische. Auch die Fischzüchter können Portiers obengenannte Beobachtungen, daß die Larven Gift in ihr Opfer einflößen, bekräftigen. Wanke (1902, S. 343) hat gesehen, daß ein Fisch von einer Larve gefaßt, heftig kämpft um sich zu befreien; trotzdem ihm dies gelang, starb er doch nach einigen taumelnden Bewegungen.

Schon Mitte Juni haben die meisten Dytiscuslarven das Wasser verlassen, doch finden sich immer vereinzelte bis Mitte August; diese Spätsommerlarven gehören in meinem Untersuchungsgebiet hauptsächlich zu D. dimidiatus.

Man findet nicht sehr selten besonders in populären Arbeiten angegeben, daß die Dytiscuslarven das erste Jahr als Larve im Wasser zubringen (z. B. Reuß 1906, S. 265, Haupt 1907, S. 441). Lange war ich der Auffassung, daß diese Angabe durchaus unrichtig sei. Ohne Zweifel liegen oft Verwechslungen mit Larven von Colymbetinen oder Hydaticus vor. Am 22. November 1911 bekam ich in dem Torkerisee nahe bei Hilleröd eine lebende nur 2 cm lange Larve von D. punctulatus. Ich glaubte erst, daß dies eine vollständige Ausnahme war; später sah ich in den Aquarien, daß D. punctulatus sich ganz anders verhält, als die übrigen großen Dytiscen. Sie schwammen noch im Dezember munter umher und paarten sich im Wasser bei einer Temperatur von 2—3° C. In einer interessanten Arbeit (1906, S. 2) schreibt Sopp darüber: „Larvae having been met with in all stages of growth during the autumn and

winter months even when it has been necessary to break the ice to search for them.“ In Aquarien werden die Eier im April im Laufe von drei Wochen ausgebrütet, im Winter dagegen in ca. sechs Wochen. Nach Beobachtungen im Frühjahr 1912 kann ich auch bestätigen, daß alle die im April auftretenden Larven zu D. punctulatus gehören. Die von D. marginalis erschienen erst im Mai, dann hatten die von D. punctulatus schon ihre zweite Häutung erreicht. Man muß deswegen annehmen, daß D. punctulatus ein von den übrigen Dytiscusarten abweichendes Verhalten zeigt und auch als Larve überwintern kann. Sopps Beobachtungen scheinen zu zeigen, daß sie auch unter dem Eise überwintern können. Wahrscheinlicher ist es jedoch, daß die nicht reifen Larven (Sopp, Science Gossip, No. 82) „bury themselves in the muddy banks of their pools, puppating only at the approach of spring.“

Puppenleben.

Wenn die Larven das Wasser verlassen, um sich zu verpuppen, können sie sich erstaunlich weit, ca. 40 m, vom Wasser entfernen; die meisten verpuppen sich jedoch recht nahe am Ufer, besonders in Maulwurfshaufen, unter Brettern und Steinen, nahe am Ufer, direkt im Schlamm oder Torfbildungen des Ufers. Meistens habe ich die spazierenden Larven in den Morgenstunden, wenn das Gras vom Tau feucht ist, oder an Regentagen beobachtet. Im Grase kriechen sie mit schlängelndem Abdomen erstaunlich schnell, auf festem Boden viel langsamer. Hier helfen die Beine nur wenig; dagegen sieht man, wie sie den Prothorax hoch emporheben, den Kopf beinahe vertikal stellen, mit den Mandibeln in den Boden beißen; dann ziehen sie den Körper nach, strecken den Kopf wieder aus und beißen wieder an. Trotz dieser merkwürdigen spannerartigen Bewegungsweise geht es doch recht schnell.

Ich habe nie Gelegenheit gehabt, die Herstellung der Puppenwiege zu sehen. Dieselbe ist sehr geräumig, wallnußgroß und mit fein abgeglätteten Seiten. Wenn sie getrocknet und verlassen ist, läßt sie sich als ein Klumpen mit unregelmäßigen Außenseiten herauspräparieren. Jessen (1903, S. 284) gibt an: „Als Grabwerkzeug dient insbesondere der flache, vorn ziemlich scharf gerandete Kopf. Gelegentlich wird auch ein Erdklümpchen mit den Kieferzangen gefaßt und nach oben gelegt. Rudow (1904, S. 179) sagt, daß die Larve, wenn sie das Wasser verläßt, sich in das Ufer gräbt und eine schräg nach oben gehende, meist bis über den Wasserspiegel reichende Röhre macht, die am Ende in

eine eirunde, geräumige Kammer mündet. Durch Drehung der Larve werden die Wände geglättet und auch durch Aussonderung einer Flüssigkeit einigermaßen erhärtet, so daß man je nach Größe der Käfer erbsen- bis hühnereigroße feste Erdballen aus der umhüllenden Uferböschung herauslösen kann. Die Art der Flüssigkeit kennen wir nicht, die Beobachtung ist aber richtig. Die Wände der Puppenhöhle sind immer naß und mit einer Flüssigkeit präpariert, sonst könnte man nicht die kugelförmige Puppenwiege in toto herauspräparieren. Günther (1910, S. 176) behauptet, daß die Spitzmäuse ihre Gänge dort haben, wo die Dytiscidenpuppen liegen, und daß sie diese verzehren. Das letzte ist wohl möglich, ich möchte jedoch eher glauben, daß die Larven in diese Gänge kommen, als daß die Spitzmäuse Gänge verfertigen, um die Larven und Puppen zu bekommen.

Am 8. August fand ich in einer Puppenhöhle unter einem Brett eine schöne Dytiscuslarve; sie lag auf dem Rücken, mit dem weißen Bauch nach oben. Am 15. August hatte die Larve sich verpuppt und am 16. August wurde sie und ihre Puppenwiege in einem großen Erdstück in das Laboratorium getragen. Sie wurde nun täglich beobachtet. In den ersten Tagen ruht auch die Puppe auf dem Rücken. Später dreht sie sich um und stemmt nun die Dornen der Prothoraxränder und die kurzen kräftigen Cerci gegen die Wände der Puppenwiege. In dieser Stellung, schwach gekrümmt, nur auf die obengenannten Punkte gestützt, ruht die Puppe, wenn sie nicht gestört wird, wochenlang. Die leiseste Berührung des Tisches setzt sie in Schwingungen. Nimmt man sie in die Hand, dann schlägt sie sehr kräftig mit dem Abdomen, gleichzeitig strömt sie einen recht starken, ganz angenehmen Duft aus. Schlick hat uns mitgeteilt, daß die Häute der Larven und Puppen immer unter dem Dach der Puppenhöhle abgeworfen und hier angeklebt sich finden, daher gehen sie während des Ausgrabens der nicht ausgekrochenen Imagines oft verloren.

Am 1. September sah ich, daß die Puppe ein merkwürdig trocknes glänzendes Aussehen hatte. Die Tracheen arbeiteten sehr stark; es war, als ob die ganze Haut konvulsivisch vibrierte; ich meinte, daß sie zu trocken sei und feuchtete daher die Höhle an; gleichzeitig wurde die Haut mit einem Pinsel benetzt. Dann hörten alle Bewegungen in der Haut fast ganz auf, begannen aber zwei Stunden später, als sie wieder trocken war. In der Zeit von morgens $10^h 10'$ bis $11^h 5'$ vollzog sich die Verwandlung; in dieser Zeit beobachtete ich mit Zeiß-Aplan.-Lupe (Vergr. 10) ununterbrochen, indem ich gleichzeitig die folgenden Beobachtungen aufnotierte. Unter der Puppenhaut befand

sich eine wasserhelle Flüssigkeit, die in unaufhörlicher vibrierender Bewegung war. $10^h 10'$ haben noch die zwei großen abdominalen, longitudinalen Tracheenstämme ihr gewöhnliches Aussehen. $10^h 20'$ begannen sie von hinten an ein Segment nach dem andern zusammenzufallen und lagen dann wie weiße Fäden den Seiten entlang. Im Laufe von 2 Minuten sind sie zusammengeschrumpft. Die zwei letzten Segmente scheinen beinahe leer zu sein.

$10^h 30'$ sieht man das Herz sehr deutlich schlagen; 28 Schläge in der Minute.

$10^h 40'$. Ganz langsam werden die Scheiden der Deckflügel vertikal abwärts gestellt, dabei bekommt das Tier 5 Stützpunkte: Prothoracalrand, die Abdominalspitzen und die zwei Spitzen der Flügelscheiden.

$10^h 50'$. Man sieht, wie die Vorderbeine sich in den Puppenscheiden lebhaft bewegen; die Klauen sind braun.

$10^h 51'$. Nach ein paar sehr starken, konvulsivischen Zusammenziehungen der Haut birst diese in der Mittellinie des Prothorax; unmittelbar vorher sieht man, daß das Scutellum vertikal gestellt ist und auf- und abwärts sich bewegt. An diesem Punkt birst die Haut. Das Abdomen geht auf und nieder; bei jeder Aufwärtsbewegung reißt die Haut ein wenig (ca. 1—2 mm) in der Medianlinie weiter. Zuerst liegt die Oberseite des Prothorax frei.

$10^h 55'$. Die Vorderflügel verlassen ihre vertikale Stellung und liegen nun horizontal ausgestreckt über dem Abdomen; dann bewegen sie sich ruckweise auswärts, wodurch die Spalte zwischen ihnen größer wird, und bei jedem Ruck wird die Rückenhaut gleichzeitig in der Mittellinie gesprengt. Sie liegen noch in den Scheiden, sind aber beinahe zweimal so groß als um $10^h 30'$. Die ganze Oberfläche des Prothorax ist in unaufhörlichen wellenförmigen Bewegungen.

11^h. Die Vorderflügel haben nun die Spitzen des Abdomens erreicht. 36—40 Herzschläge in der Minute. Das Tier schiebt sich vorwärts durch die Spalte des Prothorax heraus. Wie die Vorderbeine frei wurden, konnte ich, weil ich das Tier in Rückenlage beobachtete, nicht sehen. Um 11^h liegen die Vorder- und Mittelbeine frei. Die Puppenhaut wird abwärts geschoben.

$11^h 2'$. Indem das Tier auf den zwei vorderen Beinpaaren ruht und mit dem vordersten seinen ersten Schritt als Imago in die Welt macht, zieht es die Hinterbeine langsam aus den Scheiden.

$11^h 5'$. Das Tier ist von der Puppenhaut vollkommen frei. Die Augen sind schwarzglänzend, Coxae, Klauen und Mandibel tiefbraun, Oberseite schneeweiß.

2. September. 8^h morgens. Oberseite schwach schokoladebraun mit weissen Furchen in den Elythren.

7^h abends. Die gelben Streifen an den Rändern des Prothorax und den Elythren angelegt.

3. September. 8^h morgens. Ganz ausgefärbt, weich. Ins Wasser gebracht schwimmt das Tier auf der Oberfläche und kann nicht untertauchen.

4. September. Kann tauchen; kommt mit der Spitze des Abdomens an die Oberfläche.

5. September. Getötet. Bestimmt: gefurchtes Weibchen von D. circumflexus.

Bekanntlich kommen die Dytiscusarten, besonders D. marginalis in verschiedenen Farbenvariationen vor: braungrün und blau. Preudhomme de Borre (1868, S. 109; 1869, S. 13) hat behauptet, daß die Individuen der Ebenen braun sind, die der Gebirge grün. Sharp (1882, S. 641) und Camerano (1880, S. 116) haben diese Beobachtung bestätigt. In England fand Sharp nur braune, in Scotland nur grüne Exemplare. Camerano (S. 117) schreibt: „Gli individui chiòe che abitano nelle acque più fredde e più limpide hanno in generale colore più verde et più brillante di quelli che vivono in acque più caede e più fangose". Blunck (1909a, S. 337) hat versucht Preudhommes Beobachtungen zu entkräftigen. Er behauptet nach einem Material von 500 ♂, daß er in Schleswig-Holstein, Berlin, Posen, Hannover, Marburg und Wiesbaden überall braune und grüne Tiere findet; die meisten sind Zwischenformen, rein braun und rein grüne sind selten; er meint, daß die Färbungsvarietäten verschiedene Stadien in einer Entwicklung repräsentieren, die braunen sind die primären, die grünen und blauen die abgeleiteten.

Ich selbst habe wahrscheinlich ca. 200 Individuen, ♂ und ♀, beobachten können; die allermeisten haben Farben zwischen braun und grün; die rein braunen wiegen über die grünen vor; blau habe ich nie gesehen, und nur ein einziges Mal habe ich ein hellgrünes, smaragdschimmerndes Exemplar gesehen. Meine Beobachtungen decken sich in soweit mit Preudhommes de Borres, daß im Flachlande die rein grünen selten und die braunen mit mehr oder weniger hervortretenden grünen Schimmer die allgemeinen sind. Die Art fällt aber sicherlich nicht wie er vermutet „en deux grands variétés ou races", und ich bin

mit Blunck geneigt zu glauben, daß die Farbenvariation wirklich eine Entwicklungsreihe von braun über grün bis blau repräsentiert. Alle eben ausgekrochenen noch weiche Tiere sind wenigstens hier im Lande nach meinen Befunden immer braun; die grünlichen Farbentöne treten im Hochsommer auf älteren Exemplaren auf. Künftige Untersuchungen müssen zeigen, ob auch die blauen Individuen der Alpenseen erst braun gefärbt erscheinen.

Imagines.

Bemerkungen über die Verdauung und den Verdauungskanal, besonders das Coecum.

Schon ca. am 15. Juli findet man die eben ausgekrochenen, obwohl ausgefärbten, jedoch ganz weichen Imagines. Sie liegen halb im Wasser versenkt und sonnen sich auf dem Schlamm der Ufer. Man findet sie auch auf den Nymphaeaceen und Hydrocharitenteppiche oder mit den Vorderbeinen über dem Wasser angeklammert an die vertikalen Stengel der Iris, Binsen und anderen Sumpfpflanzen. Von Mitte Juli bis Mitte Oktober haben die Tiere nichts anderes zu tun, als zu fressen, und in dieser Zeit ist die Freßlust sehr groß; später, wenn die Paarung beginnt und besonders im Winterhalbjahre, kann man wenigstens in Aquarien die Tiere monatelang ohne Nahrung halten.

In den letzten Jahren sind mehrere eingehende Untersuchungen über Verdauung und die Bedeutung der verschiedenen Darmabschnitte erschienen; ich verweise besonders auf Rungius' (1911a, S. 179), Portiers (1911, S. 141) und Degeneers (1904; 1910, S. 27) wichtige Untersuchungen. Ich selbst habe auf diesem Gebiete nur sehr wenige Untersuchungen angestellt und hebe nur folgende, kleine Bemerkungen hervor.

Meine Imagines sind im Sommerhalbjahre mit Phryganeenlarven, im Winterhalbjahre mit Regenwürmern gefüttert worden; im Sommer bekamen sie beinahe zweimal wöchentlich Futter, im Winter oft nur einmal monatlich; ich gab nur den Tieren Futter, wenn ich sah, daß sie zu sterben begannen. Die abgestorbenen wurden augenblicklich aufgefressen. Wie Nagel (1894, S. 81) angibt, spielen augenscheinlich die Palpen für die Perzeption des Futters eine viel höhere Rolle, als die Antennen. Nagel hat gezeigt, daß man die Antennen, nicht aber die Palpen, ohne den Tod hervorzurufen, abschneiden kann.

Es scheint, daß die Imagines, nicht wie die Larven, ihre Opfer durch ein besonderes Gift töten; jedenfalls können angebissene Tiere sehr lange leben. Über die Bedeutung des Proventriculus der Insekten

hat man zwei verschiedene Auffassungen. Die alte Auffassung als Zerkleinerungsapparat wurde von Plateau 1874 bekämpft: die meisten Forscher haben mit ihm in demselben eine Reuße, einen Filtrationsapparat gesehen; diese Anschauung wird in neuerer Zeit auch von Portier (1911, S. 147) und Ramme (1911, S. 333) geteilt; anderseits stimmen Rungius (1911a, S. 202, 1911b, S. 452) und Degeneer (1904) u. a. der alten Erklärungsweise zu. Die zwei Richtungen haben sich nun so sehr genähert, daß die Meinungsdifferenzen ziemlich geringfügig erscheinen; anderseits hat der Streit eine Vertiefung der Untersuchungen veranlaßt, von denen besonders Rungius gründliche Studien von großer Bedeutung sind. Ich habe oft bewundert, wie die Tiere, wenn man sie mit Arthropoden füttert, die Chitenskelette sauber präparieren können. Ist ein Imago von Dytiscus gestorben oder im Sterben, so wird es von den noch lebenden Genossen immer von hinten angegriffen. Am nächsten Tag ist das ganze Exoskelett in zwei bis drei Teilen fein und rein skelettiert. Oft hängen die Tiere an der Oberfläche, drehen und wenden das Mittelbruststück und nagen oder lecken alles genießbare ab. Wie Portier (1911, S. 161), Ramme (1911, S. 333) und Rungius (1911b, S. 443) angeben, werden die unverdaulichen Teile durch den Mund wieder ausgebrochen; dies ist besonders der Fall, wenn sie viele Chitinteile geschluckt haben.

Bekanntlich ist der Verdauungskanal sowohl bei der Larve als auch beim Imago mit einem großen Coecum ausgestattet. Sein Lumen und seine äußere Form ist sehr verschieden; es ist oft nur ganz klein, oft füllt es große Teile des Abdomens aus und reicht bei der Larve bis an den Kopf. Es kann bald zylinderförmig, bald ballonförmig aufgebläht werden. Es ist immer am größten an hungernden Tieren, dagegen leer, wenn eben eine reichliche Mahlzeit verabreicht wurde. Aufgebläht ist es meistens mit einer braunschwarzen, dann und wann aber auch mit einer hyalinen, wasserklaren Flüssigkeit gefüllt.

Über die Bedeutung dieser Organe liegen eine ganze Reihe von Untersuchungen vor, und die verschiedenen Verfasser haben hierüber sehr verschiedene Auffassungen gehegt (Plateau, 1874; Dufour, 1824, S. 218; Bordas 1906a, S. 503; Rungius 1911a, S. 272, S. 282; Portier 1911, S. 141; Degeneer 1910, S. 30).

Die Hauptbedeutung des Organs mag doch sowohl bei der Larve als auch bei der Imago die sein, die Portier (1911, S. 141) angibt: „Un diverticule dans lequel peut probablement s'achever une digestion déjà commencée et interrompue par l'arrivée de nouveau aliments moins attaqués et qui ont avantage à être travaillés à part.“ Es ist ferner

ein Apparat, mit dem die faeces in explosiver Weise hinweggeschleudert werden können, so daß sie nie die Spirakeln und letzten Abdominalringe verunreinigen. Dieses Hinwegschleudern der Fäkalien, das jedenfalls bei der Larve am häufigsten über dem Wasser geschieht, kann man oft beobachten. Bei den Imagines habe ich sie aber, solange sie sich im Wasser befanden, bisher nicht gesehen; jedoch rührt die Trübung des Wassers, sobald man den Tieren Futter bietet, vermeintlich teilweise hiervon her.

Auf dem Lande dagegen, wenn die Imagines sich zum Fluge vorbereiten, sieht man die Entleerung des Coecums fast regelmäßig. — Das Coecum ist ferner ein Verteidigungsapparat von sehr intensiver Natur. Jeder, der mit Dytisciden gearbeitet hat, wird wissen, wie ganz abscheulich die braun-gelben Tropfen, die das Tier abgibt, wenn es gegriffen wird, riechen. Sicherlich mit Unrecht gibt Bordas (1899, S. 225) an, daß die übelriechende Flüssigkeit von den kleinen gelben Ölbehältern und den damit in Verbindung stehenden Drüsen herrühren; sie haben eine andere Bedeutung, auf die wir später zurückkommen. — Über die besondere Funktion des Coecums während der Häutung der Larve siehe Rungius 1911a.

Mehrere Verfasser haben in dem Coecum ein hydrostatisches Organ, das sich mit Luft füllen könne, gesehen (Dufour 1824; Bordas 1906a, S. 503). Diese Auffassung, die schon von Schiödte (1841, S. 386) bekämpft worden ist, ist ganz sicherlich unrichtig; nur ganz ausnahmsweise enthält es Luft. Wenn man ein Tier mehrere Tage trocken hält und es dann plötzlich in das Wasser wirft, sieht man, daß es stark überkompensiert ist und beinahe ganz auf dem Wasser liegt; taucht man das Tier unter, werden sehr oft Luftblasen durch den Mund abgegeben. Aus diesem Grunde glaubte ich, daß das Coecum, wenn die Tiere sich auf dem Lande aufhalten, wirklich eine Rolle als Luftbehälter spielt. Zweimal nahm ich daher solche Tiere, die vier Tage unter einer Glocke trocken gelegen hatten, durchschnitt sie ganz plötzlich in dem vorderen Teil des Abdomens, und warf die Stücke so schnell wie möglich ins Wasser. Zwei große Luftblasen traten augenblicklich hervor, wenn man aber das Coecum untersuchte, war es in beiden Fällen mit Flüssigkeit, nicht aber mit Luft gefüllt, übrigens im ganzen nur schwach dilatiert. Im Wasser spielt das Coecum sicherlich keine Rolle als hydrostatisches Organ; daß der Darmkanal in der Luft oft mit Luft gefüllt ist, steht außer Zweifel und ist nicht unnatürlich; daß aber daher das Coecum ein Apparat sein sollte, der, weil er mit Luft gefüllt ist, den Körper leichter machen soll, ist etwas anderes. Eine

solche Auffassung ganz zu widerlegen, vermag ich gewiß nicht; und die regelmäßige Entleerung vor dem Fluge konnte wohl darauf hindeuten; doch glaube ich selbst nicht an eine solche Funktion des Organs.

Degeneer (1910, S. 31) sieht in dem Coecum ein statisches Organ, welches das Gewicht des Körpers reguliert. Davon ausgehend, daß ein hungernder Käfer immer einen gefüllten Blindsack hat und da die Entleerung erst dann beginnt, wenn der Körper Nahrung bekommt, schließt er, daß das Coecum als ein Organ zu betrachten ist, welches zur „Aufrechterhaltung eines konstanten spezifischen Gewichtes des Körpers" dienen sollte. Rungius (1911a, S. 283) macht darauf aufmerksam, daß das Gewicht der Fäkalien nicht wesentlich schwerer sein dürfte als das des umgebenden Mediums, besonders, weil der Coecuminhalt in der Regel fast nur aus Wasser besteht. Rungius (1911a, S. 277, S. 284) sieht in dem Coecum „ein korrelatives Organ für den jeweiligen Füllungszustand der Leibeshöhle". Das Tier kann nämlich nach Rungius das Volumen des Coecums durch Wasseraufnahme beliebig füllen und entleeren, wobei das Coecum die Regulierung des Füllungszustandes des Abdomens übernimmt, gleichzeitig aber auch indirekt die Regulierung des spezifischen Gewichts des Käfers, da jener bestimmt ist, für die Menge der vom Käfer unter den Elythren mitgeführten Luft. Diese Auffassungen müssen wahrscheinlich näher geprüft werden.

Überwinterung der Imagines.

Wie überwintern die Imagines? Wir haben gesehen, daß die Dytiscen ihre Entwicklung alle vor September beendet haben, und daß die Eiablage, D. punctulatus vielleicht ausgenommen, nicht früher als nächstes Jahr beginnt. In unserem Klima ist also die Imago das natürliche Überwinterungsstadium. Von vornherein dürfte man als wahrscheinlich erwarten, daß die Tiere, weil sie Luftatmer sind, auf dem Lande überwinterten. Es scheint, daß dies auch der Fall sein kann. So berichtet Reuß (1906, S. 265): „die Winterlager sowohl des Käfers als auch der Puppen sind auf dem Lande zu suchen. Unter Moos, Steinen oder Gras vor den Unbilden des Winters geschützt, verraten uns kleine Erdhügelchen oder Moospolster in der Nähe des Ufers die Winterquartiere des Gelbrandes. Hier verharrt er in Ruhe, bis ihn die Frühlungssonne wieder zu neuem Leben erweckt." Hermann (1902, S. 12) berichtet ganz dasselbe: „Ein spähendes Auge wird zu dieser Zeit rings um den Teich kleine Hügelchen, vielleicht auch niedliche Moospolster entdecken; hier ist das Obdach des Taugenichts, in welchem

er Schutz sucht vor der winterlichen Kälte." Ähnliche Beobachtungen teilt auch Friederich (1907, S. 76) mit. Es darf jedoch betont werden, daß diese Beobachtungen bisher nur an Fischteichen gemacht worden sind. Ich selbst habe vergebens versucht, bei meinen natürlichen Teichen diese „Hügelchen usw." zu sehen; nie habe ich einen auf dem Lande überwinternden Dytiscus gefunden.

Anderseits haben viele Beobachter die Dytiscusarten schwimmend unter dem Eise gesehen. Über die ältere Literatur verweise ich auf Plateau (1872, S. 274). Plateau selbst teilt mit: „On les voit nager çà et là à la recherche d'un peù d'oxygène qui s'est fait rare dans ces conditions. Des qu'ils rencontrent une bulle enfermée sous la glace ils soudent avec elle la bulle qui est adhérente à l'entrée de l'atrium. L'insecte semble apprécier très rapidement la quantité du gas qui constitue le petit réservoir qu'il explore; le plus souvent il s'en éloigne rapidement; d'autre fois il reste à son contact pendant d'un quart d'heure."

Versuchsweise hat Plateau (1872, S. 307) gezeigt, daß Imagines von Dytisciden (übrigens A. sulcatus) „se mouvant librement résistent indéfinément dans l'eau liquide à la tp. de Zero." Einfrieren im Eise können sie dagegen nicht vertragen. Gadeau de Kerville (1897, S. 91) hat ein Gefäß mit Eisstücken gefüllt; nach vier Tagen war noch ein wenig Eis im Gefäß. Als Resultat wird angegeben: Les insectes se montrèrent tout aussi actifs qu'aux témperatures moyennes des eaux où ils vivent." Von einem anderen Versuche schließt er, daß „ces Coléoptères consomment quand la surface des eaux où ils vivent n'est point totatelement gelée la même quantité d'oxygen." Verglichen mit den Untersuchungen in der Natur kommt er zu dem Hauptresultat: „Huit jours sont je crois le Maximum de la durée de la resistance à l'asphyxsie du D. marginalis." Auch er glaubt, daß die Tiere im Winter auf den Pflanzen Luft finden können; finden sie aber keine, meint er, müssen sie sterben.

Wie schon 1910 hervorgehoben, habe ich oft beim Schlittschuhlaufen auf dem spiegelhellen, ersten Eis des Winters Dytiscen schwimmend unter dem Eise beobachtet. Aus weiteren Unersuchungen von 1911 geht klar hervor, daß die Tiere im Herbst sich in kleinen tiefen Torfgräben, deren Ufer reichlich mit wintergrünen Pflanzen, wie Ceratophyllum, Hottonia, Ranunculus lingua, bestanden sind, sammeln; besonders zahlreich treten sie auf den sonnigen Ufern auf. Von solchen Stellen habe ich im ganzen November und Dezember meine Aquarien mit frischem Material der drei oben genannten Arten

versorgen können; die Teiche wurden in dieser Zeit regelmäßig alle acht Tage besucht, und von jeder Exkursion kam ich immer mit acht bis zehn Exemplaren zurück; die Strecke, die ich abketscherte, war nicht über 8—12 m lang; die Weibchen trugen alle weiße Calotten. Die Tiere sitzen träge versteckt in den Pflanzen, dann und wann steigen sie an die Oberfläche, wo sie hängend beobachtet worden sind. In den Tagen vom 9. bis 12. Dezember waren die Teiche eisbedeckt; das Eis wurde am 11. Dezember eingeschlagen, vier Individuen von marginalis und dimidiatus wurden aus den Pflanzen genommen und zwei unter dem Eise schwimmend gesehen. Vom 12. Dezember an waren die Teiche wieder offen, sechs Individuen wurden in denselben Teichen gefangen, und mehrere sah ich in der Mitte derselben atmend in der Oberfläche hängen.

Hiervon ausgehend darf man wohl annehmen, daß die Tiere konstant ihre Winterquartiere im Wasser aufsuchen und daß sie wenigstens einige Tage unter dem Eise leben können. Direkt zu beweisen, daß sie auch einen langen Winter unter dem Eise überleben, ist schwer; doch spricht sehr vieles dafür. Noch ehe das Eis geschmolzen ist, sieht man die großen Dytiscen in dem aufgetauten Saum der sonnigen Ufer herumschwimmen, und unglaublich früh werden die Eier abgesetzt; daß diese Tiere von dem Lande aus in das Wasser sich begeben sollen, ist allem Anscheine nach nicht zu vermuten. Auch eine andere Beobachtung spricht entschieden dafür, daß sie den Aufenthalt unter dem Eise gut vertragen können. Es ist eine bekannte Tatsache, daß die lungen atmenden Limnaen unter dem Eise überwintern. Immer im Frühjahr, besonders nach strengen Wintern, findet man an den Ufern unserer Teiche Tausende von gestorbenen, halbverwesten Limnaeen (Wesenberg-Lund 1908a, S. 575) nur ganz vereinzelt trifft man in dem Detritusmaterial einen Dytiscuskadaver; im ganzen habe ich in meinen Versuchsteichen, wo D. marginalis sehr zahlreich ist, und trotzdem ich danach gesucht habe, in vier Jahren nur drei gefunden.

Auch die Aquarienbeobachtungen (siehe später) sprechen entschieden dafür, daß die großen Dytiscen unter dem Eise überwintern können.

Soweit ich sehen kann, werden die großen Dytiscen in der Natur im allgemeinen nicht über ein Jahr alt; sonst kann ich mir nicht das beinahe totale Verschwinden der Imagines im Juli erklären. Es ist dagegen bekannt, daß Cybister (Mayet, Ann. Soc. ent. Fr., 6 Ser., t. VII, S. 88) in der Gefangenschaft 4, ja $5^1/_2$ Jahre lang (Sharp 1883, S. 260) gelebt hat.

Hydaticus.

Von unseren drei Hydaticusarten H. seminiger, stagnalis und transversalis sind seminiger und transversalis hier in Nordseeland sehr gemein. Anfang Juni werden die Blattstiele der Alisma mit Dytiscideneiern, die nur halb so groß als die Eier des Genus Dytiscus (übrigens von denselben Proportionen L:B = 3:1) sind, belegt. Beobachtet man die Pflanzen, so sieht man, wie 10—20 H. transversalis, dazwischen auch vereinzelte H. seminiger auf den Blattstielen sitzen oder um die Pflanzen herumschwimmen. In den Blattstielen finden sich Löcher, oft 10—12, häufig reihenweise übereinander angeordnet (Taf. I, Fig. 12—13). Die Eier liegen verstreut in dem silberglänzenden Pflanzengewebe; oft in so großer Menge, daß jeder freie Platz gebraucht ist. Ganz augenscheinlich bekommt jedes Loch nicht nur ein Ei, sondern viele Eier werden von einem einzigen Loch aus in das Gewebe eingesenkt. Am 2. Mai werden schon die ersten Eier gefunden, am 21. Mai fanden die Imagines sich überaus häufig. Paarung und Eiablage waren allgemein. Die ersten Larven schlüpften am 30. Mai aus. Sie sind ungemein niedliche Tiere, hellgelb von Farbe und so stark gekrümmt, daß die Spitze des Abdomens beinahe in die Höhe der Spitze des Kopfes kommt, während der Kopf vorwärts gerichtet ist. In unglaublicher Menge finden sich die Larven im Juni in dem Teich. In den Aquarien leben sie zuerst von großen Daphnien, dann, wenn sie größer werden, von Ephemeriden und kleinen Zygopteriden, die auf dem Boden sitzen. Die Hydaticuslarven stehen oft momentan schwebend in den mittleren Wasserschichten, öfter aber hängen sie an der Oberfläche. Plötzlich schießen sie abwärts, jagen über den Boden, fangen eine Ephemeridenlarve und steigen dann aufwärts, wo sie sich an die Oberfläche hängen und die Beute aussaugen. Die Larven behalten die weißgelbe Farbe, solange sie sich noch nicht gehäutet haben; nach der zweiten Häutung werden sie bräunlicher und nehmen nach der letzten eine allgemeine schwarze Farbe an, gegen welche der weiße Mesothorax und weißliche Streifen auf dem Hinterhaupt deutlich absticht. Dieses Stadium haben die Larven ca. am 15. Juni erreicht, und vom 15. Juni bis 2. Juli, doch immer abnehmend, finden sich die ca. 22 mm langen, schönen Larven in großer Menge in dem Teiche. In diesem Stadium verzehren sie, wenn man ihnen nicht genügend Futter gibt, begierig einander. Die Larven verschwinden im Anfang Juli ganz, und die Imagines sind schon früher viel seltener geworden. Die Lokalitäten, die für regelmäßige Observationen gebraucht wurden, trockneten im

Juli leider vollständig aus. 1910 im Oktober hatten einige ein wenig Wasser, und hierin fanden sich wieder zahlreiche Imagines. H. seminiger und transversalis überwintern bei uns nur als Imagines, nie als Larven. Bisher habe ich sie aber nie unter dem Eise gefunden. Ich vermute, daß sie auf dem Lande überwintern. Die Eier werden sehr oft von Hymenopteren angestochen; die getrockneten Pflanzen der Alismen enthalten dann bis Juli eine große Anzahl tiefschwarzer Eier, die ein wenig später zahlreiche kleine Wespen geben.

Graphoderes.

Von unseren drei Graphoderesarten G. zonatus, cinereus und bilineatus ist die letztgenannte, die übrigens hier im Lande als selten anzusehen ist, bei Frederiksborg sehr allgemein. Ich habe die Biologie der Art auf mehreren Fundplätzen verfolgt, aber erst im Juni 1912 gelang es mir die Biologie des Tieres näher zu studieren.

Die Imagines sind Anfang Mai in mehreren Teichen außerordentlich gemein. Sie sammeln sich zu Tausenden an den nach Süden exponierten Ufern; ein wenig später folgt die Paarung, und die Eiablage beginnt. In einer Ecke des Hjoetsö (Hirschteich) stehen zahlreiche Hottonia palustris, deren fein zersplitterte Blätter sich in dem seichten Wasser ausbreiten; die Blütenstiele mit den schönen roten Blüten ragen ungefähr 2 Dezim. über den Wasserspiegel hinauf. In den ersten Tagen vom Juni waren viele Blütenstiele mit reihenförmigen Löchern versorgt; der Stiel ist hohl, und wenn man ihn aufschneidet, findet man um die Löcher Eierpakete angeordnet (Taf. IV, Fig. 24 a—c). Wenn die Entwicklung ein wenig vorgeschritten ist, und die Augen angelegt sind, sieht man, daß die Eier immer in der Weise in den Eierhaufen angebracht sind, daß die Köpfe der Larven sich gegen das Loch wenden; durch den unverletzten weiß-gelben Stengel, der halb durchsichtig ist, schimmern die Eierpakete als dunklere Querbänder hindurch. Die Pflanzen wurden in Aquarien gebracht, und am 20. Juni krochen die ersten Larven aus; obwohl diese den Aciliuslarven, besonders in den ersten Stadien, außerordentlich gleichen, können sie doch wegen ihrer nicht zerklüfteten Ligula leicht von den letztgenannten unterschieden werden. Mehrmals sah ich, daß die Larven aus den Löchern krochen; befanden diese sich unterhalb des Wassers, standen die Larven wenige Sekunden aufrecht, indem sie das Abdomen durch das Loch steckten; ein wenig später schwammen sie lebhaft umher. Waren die Löcher oberhalb des Wassers angebracht, wanderten die Larven allerdings äußerst beschwerlich mit großen Krümmungen des Körpers bis sie das Wasser erreichten abwärts. Ehe die

Larven ausschlüpfen, sieht man sie langsam in dem Hohlraum des Stengels sich auf- und abwärtsbewegen.

Wie die Löcher gemacht werden, kann ich, weil ich keine direkte Beobachtung habe, nicht mit Sicherheit sagen. Weil die Verletzungen aber nicht, wie es der Fall bei den Dytiscusarten ist, als Spalten, deren Ränder später wieder zusammenschließen, sondern als Löcher, deren Ränder gezackt sind, und sich nie zusammenschließen, auftreten, glaube ich, daß sie nicht mit dem Legestachel gebohrt, sondern mit den Mandibeln gebissen werden. Der Stachel hat hier nur insofern Bedeutung, als daß er das Ei durch das Loch steckt.

Die Tiere legen ihre Eier aber nicht allein in Pflanzen ab. Schon 1905 hatte ich in einem Aquarium mehrere Eierkokons von Hydrophilus piceus untergebracht; einer dieser Kokons ergab zu meiner großen Verwunderung nicht Hydrophiluslarven, sondern Graphodereslarven; weil ich nur die Blätter um den Kokon untersuchte, konnte ich die Eier nicht finden. Im Juni 1912 wurden in einem kleinen Moor (Lystruphegn Nordseeland) zahlreiche Hydrophilus piceuskokons gefunden; nicht weniger als sieben waren mit zahlreichen unregelmäßigen Löchern versehen. Aufgeschnitten (Taf. IV, Fig. 24d) zeigten sie, daß sie wohl die Hydrophiluseier enthielten, gleichzeitig aber lagen vier Haufen von kleinen Eiern in der Peripherie der Hydrophiluseierhaufen. In den Aquarien ergaben diese Eier immer Graphodereslarven; jeder Kokon enthielt ca. 40 bis 50 Graphodereseier. Sowohl die Eier von Hydrophilus als die von Graphoderes entwickelten sich; die ersten immer früher als die letztgenannten. Die Hydrophiluslarven blieben einige Stunden oder einen Tag, nachdem sie ausgeschlüpft waren in dem Kokon, schadeten aber den Graphodereseiern nicht. Die Graphodereseier sind demnach als Inquilinen in den Hydrophiluskokons anzusehen.

In den letzten Tagen des Juni fand ich an zwei anderen Örtlichkeiten Kokons, die von ganz ähnlichen Löchern angebohrt waren, und die sicherlich auch Dytiscideneier enthalten haben.

Was uns bei der Eiablage der Graphoderes besonders interessiert st, daß die Eier vermutlich meist oberhalb des Wassers angebracht werden; wir werden ein ähnliches Verhalten auch bei Acilius finden.

In Lebensweise und Aussehen gleichen die Larven den Aciliuslarven sehr; sie finden sich mit diesen zusammen und ich verweise daher auf den folgenden Abschnitt. Ausgewachsene Larven fanden sich in der Zeit vom 15. Juni bis 16. Juli. Weil ich nie Imagines unter dem Eise gefunden habe, muß ich vermuten, daß sie in dem ein-

getrocknetem Schlamm unter Steinen usw. überwintern; bisher ist es mir aber nicht gelungen, sie da zu finden.

Acilius.

In mehr als vier Jahren habe ich vergebens nach der Eiablage der Acilien gesucht. Alle die folgenden Beobachtungen beziehen sich auf A. sulcatus; A. cananiculatus ist hier in Nordseeland recht selten.

Von 1906 bis 1910 sah ich jedes Jahr die Acilien im April bis Mai zahlreich in den Versuchsteichen. Mitte Mai erschienen die kleinen Larven, deren Leben und Treiben später leicht zu beobachten war. Alle Bemühungen die Eier zu finden, waren ganz vergebens; zahllose Pflanzen, worauf ich Weibchen fand, wurden untersucht, nie fanden sich Eier in denselben.

Mehrmals beobachtete ich, daß die Acilienweibchen oberhalb des Wassers saßen, oft fanden sie sich auf den Moospolstern oder auf den Stämmen und Zweigen, die über das Wasser hingen, herumkriechend oder ganz still sitzend. Besonders im Frühjahr wurden sehr viele trocken sitzende Weibchen notiert. Später sah ich, daß schon Cameron (1872, S. 265) ganz dasselbe bemerkt hatte.

Am 26. Mai fanden sich in einem kleinen Teich wieder mehrere solche; das Moospolster ragte ca. $^1/_2$ dm über das Wasser empor, war aber von diesem ganz durchtränkt. Die Tiere saßen zum Teil versteckt zwischen den Mooszweigen. In einem Abstande von nur 1 m beobachtete ich nun ganz schwache, schaukelnde Bewegungen der Tiere; eins wurde entfernt, und indem ich die Zweige vorsichtig auseinander nahm, sah ich einen kleinen Eierhaufen von ca. 20 hellgelben Eiern (Taf. V, Fig. 27). Merkwürdigerweise lagen aber diese ca. 1 cm tiefer als der Platz des Tieres. Ein solches wurde dann eingefangen, und das Abdomen vorsichtig zwischen den Fingern gedrückt. Zu meiner größten Verwunderung schoß dann ein ca. 1 cm langes, weiches Organ beinahe ebenso lang wie die Elythren aus dem Abdomen heraus. Hörte der Druck auf, so zog das Tier den Stachel wieder ein. Die Sache lag nun ganz klar. Jahr aus Jahr ein hatte ich die eierlegenden Acilien gesucht und wiederholt angetroffen. Alle die trocken liegenden auf Zweigen und Moospolstern sitzenden Acilien sind unzweifelhaft eierlegende Individuen gewesen. Ich hatte die Verhältnisse so lange mißverstanden, weil mir der Gedanke, daß eine Dytiscide ihre Eier außerhalb des Wassers legte, nicht eingefallen war. Noch merkwürdiger als der Modus der Eiablage, war beinahe das Organ, womit diese vor sich geht. Man findet nämlich nicht wie bei dem Genus Dytiscus und

bei dem nahestehenden Graphoderes einen messerförmigen Stachel, womit das Tier Ritzen in das Pflanzengewebe schneidet, sondern ein ganz weiches, fingerförmiges, biegsames Organ, das anscheinend von dem Stachel der obengenannten Genera völlig verschieden ist. Böving hat mir später gezeigt, daß schon Stein (1847, S. 17) dieses gesehen hat.

Die Beobachtung wurde nun weiter verfolgt, bestätigt und am 2. Mai wurden die Acilien am gleichen Orte wieder eierlegend gesehen und schöne Präparate von Eiernestern angefertigt. Am 5. Mai ging ich zu meinen Versuchsteichen und beobachtete die Stelle genau, wo ich nun in den Jahren 1906 bis 1910 jährlich im April die Imagines im Mai bis Juni die anwachsenden Larven gesehen hatte. Hier lag ein alter Birkenstamm, worauf ich jedes Jahr, um das Wasserleben besser studieren zu können, gestanden hatte. Das Moos der Rinde wurde entfernt; darin waren jedoch keine Acilieneier. Als ich aber die Rinde, die sehr lose war, abschälte, stürzten sich nicht weniger als acht Aciliusweibchen ins Wasser; die ganze Innenseite der Rinde und des Stammes selbst war buchstäblich mit gelben Eierhaufen übersät; in losen unregelmäßigen Haufen lagen ca. 7 bis 800 Eier. Hier und da krochen kleine eben ausgeschlüpfte Aciliuslarven, die ins Wasser gebracht, munter umherschwammen. Der Stamm lag mit dem einen Ende im Wasser, mit dem anderen auf dem Lande; die Eierhaufen fanden sich ca. $^3/_4$ m von der Wasseroberfläche. Die Tiere waren zwischen den Splint und die recht lockere Rinde, gekrochen. Am 7. Mai wurde das Stück in situ photographiert (Photo Taf. VIII, Fig. 45—46), und dann die Rindenstücke zu Präparaten verwendet (Taf. V, Fig. 26).

In den folgenden Tagen wurden nun auf nicht weniger als fünf Stämmen, teils von Birken teils von Buchen, die alle in die Teiche niedergestürzt waren, unter der Rinde Eier gefunden. Mehrmals bekam man den Eindruck, daß die Weibchen nicht immer unter die Rinde kriechen, sondern auf derselben sitzen, den Legestachel durch Spalten und Ritzen stecken, und dann die Eier zwischen Splint und Rinde anbringen.

Am 6. Mai wurde ein trefflicher Beobachtungsfleck gefunden. In einem ganz kleinen Teich lag ein einziger großer Stein, um welchen ca. 15 Acilien, merkwürdigerweise alles Männchen, eifrig umherschwammen. Der Stein war durch Gras und lockere Erde auf der einen Seite mit dem Lande verbunden; hier fanden sich fünf bis sechs eierlegende Aciliusweibchen; einige saßen auf dem Grase, mehrere aber zwischen den Wurzeln und dem Auge vollständig verborgen. Ich beobachtete drei Tage nacheinander mehre Stunden die Tiere. Sie waren von ihrem Brutgeschäft so in Anspruch genommen, daß sie glücklicherweise von

mir keine Notiz nahmen; mehrmals war ich ihnen so nahe, daß ich sie mit der Lupe beobachten konnte.

Es geschah oft, daß die Weibchen ganz plötzlich die Eiablage abbrachen und ins Wasser stürzten; dann wurden sie augenblicklich von den Männchen gegriffen, ein Kampf entstand, und in Klumpen von fünf bis sechs Individuen tummelten die Tiere sich im Wasser, dann folgte eine Paarung, und das Weibchen kehrte zu dem Ufer zurück.

Wenn das Weibchen einen geeigneten Platz gefunden hat, sieht man den Stachel aus der Spitze des Abdomens treten; es scheint, und so war auch meine Auffassung, daß er wie das Atemrohr der Eristalis- oder Ptychopteralarve aus und eingezogen werden kann; Böving wird zeigen, daß dies unrichtig ist, cfr. auch Stein (1847, S. 17); der Stachel wird ausgeschoben auf ganz gleiche Weise wie bei den übrigen Dytiscinae. Die Nester enthielten meistens 30 bis 50 Eier; oft lagen auch Eier ganz vereinzelt zwischen den Wurzeln verstreut. Bis 20. Mai wurden nun überall an den Teichen Aciliuseier gefunden. Es steht also fest, daß die Tiere ihre Eier oberhalb des Wassers in Moorpflanzen, zwischen den Graswurzeln, in feuchter Erde, unter der Rinde ins Wasser ragender Zweige absetzen. Ferner daß die Tiere einen langen nicht scherenförmigen sondern abgerundeten äußerst biegsamen Legestachel besitzen. Über die Weise wie dieser sich mit dem Scherenstachel der Dytisciden vergleichen läßt, wird Böving näher berichten.

Am 20. Mai wurden die letzten Eier gefunden; meine Aquarien und die Teiche wimmelten in diesen Tagen von kleinen Larven; erstaunlich schnell wachsen sie auf.

Schon am 30. Mai fanden sich erwachsene Larven; in denselben Teichen, in denen am 5. Juli 1911 zu hunderten dieselben hausten, fand sich am 17. Juli keine einzige Larve mehr. 1907 waren sie am 26. Juni im Versuchsteich N, 1908 am 28. Juni völlig verschwunden. Vor 1. Juli bis 15. Juli sind wahrscheinlich alle Larven verpuppt gewesen.

Die Larven treten in zwei Varietäten, einer beinahe tiefschwarzen mit weißen Flecken und einer grauen oder braungefärbten auf. Es scheint, als ob die schwarzen Larven, selbst wenn sie schwarz geboren sind, später in graugefärbte übergehen können. Es gibt aber auch Plätze, wo die schwarze Farbe sich das ganze Leben halten kann. Mir kommt es vor, als ob die dunkelgefärbten Larven hauptsächlich in moorigen, vom Walde überschatteten Teichen vorkämen, die hellgrauen besonders in lehmigen Ziegeleigräben zu finden seien. Es scheint auch, als ob die tiefschwarzen Larven nicht jedes Jahr überall gleich häufig

vorkommen. Jedenfalls fand ich in dem regenreichen Sommer 1910 viel mehr schwarze Larven als in dem heißen 1911, wo die allermeisten grau oder braun waren. Auf diese Farbenvarietäten war meine Aufmerksamkeit mehrere Jahre besonders gerichtet, weil ich glaubte, daß die schwarzen Larven zu A. canaliculatus gehörten, was aber sicherlich nicht richtig ist.

Die Aciliuslarven weichen in ihrem Bau und ihrer Lebensweise sehr von den übrigen Dytiscidenlarven ab. Der lange in der Mitte buckelige Körper steht oft beinahe horizontal gestreckt in dem Wasser, doch sind die letzten drei Glieder häufig aufwärts gebogen (Taf. II, Fig. 18). Indem die Beine recht langsam bewegt werden, schwimmen die Tiere in dieser Stellung in einer eigentümlichen katzenartig lauernden Bewegungsweise durch das Wasser. Entdecken sie eine Beute, wird der Rücken stark gekrümmt, Prothorax beinahe vertikal gestellt und der Kopf aufwärts gerichtet (Taf. IV, Fig. 25a—j). Indem nun der ganze Körper plötzlich vorwärts geschleudert wird, stürzt das Tier sich auf die Beute. Oft bemerkt man, wie ein einziges Tier einige mächtige Sprünge macht; pfeilschnell schießt es bald rechts, bald links. Die Larven schlagen das Abdomen gegen Kopf und Thorax und schießen dann in stark gekrümmter Stellung mit dem Rücken vorwärts (Fig. b u. e). Steht ein kleiner Schwarm auf einem begrenzten Platz und macht eine einzige Larve einen Sprung, dann springen sie alle und schießen blitzschnell in allen Richtungen durch das Wasser. Oft scheint es, als ob die Larven sehr elegante spielende Bewegungen ausführen, indem sie sich in großen Kreisen gleitend oft mit dem Rücken abwärts (Fig. c) bewegen. Dann und wann hörten alle Bewegungen auf, und vollkommen ruhig, mit den Beinen weit gestreckt, schweben sie in schräger Stellung. Dieses kann einige Minuten dauern, dann schlagen die Beine aus und das Tier schwimmt wieder (Fig. f). In der Oberfläche hängen sie in zwei Stellungen, teils schräg abwärts, teils liegen sie horizontal gestreckt und berühren dann die Oberfläche mit drei Punkten, dem Kopf, dem Buckel und der Abdominalspitze (Fig. g u. h). An einer atmenden Larve kann man sehen, wie die Beine sich ganz regelmäßig und ruckweise bewegen. Gleichzeitig damit senkt der Körper sich ein wenig, und die Oberfläche des Wassers wird zapfenförmig abwärts gezogen. Was man hier sieht, ist unzweifelhaft die Inspiration, wovon 20—30 mit recht regelmäßigen Intervallen aufeinander folgen.

Ganz ähnliche Bewegungen führen auch die Graphodereslarven aus, nur habe ich sie nie horizontal in der Oberfläche hängend gesehen.

Ein fröhlicheres Insektenleben als das, welches ein sonnenbeschienener Teich bietet, in dem Hunderte von großen Acilienlarven in allen Wasser schichten schwebend stehen oder sich langsam auf- und abwärts bewegen, sieht man nicht leicht.

Die Mundwerkzeuge weichen von denen der übrigen Dytisciden-larven recht bedeutend ab (siehe Schiödte 1841, S. 523; Meinert 1893, S. 167). Die Mandibeln sind kurz und erreichen, wenn sie geschlossen sind, einander nicht mit den Spitzen. Ihre Beute besteht hauptsächlich aus schwimmenden Daphniden und Ostracoden. Zieht man das Netz durch die pelagische Region eines kleinen Teiches, die Acilienlarven enthält, so bekommt man beinahe immer einen wahren Brei von Daphniden und Ostracoden. Die letzten, die recht schlechte Schwimmer sind, kriechen auf den Zweigen der Vegetation herum. In den Aquarien sieht man, wie die Aciliuslarven sozusagen die Ostracoden abpflücken. Aber auch in anderer Weise bekommen sie ihre Nahrung. Die sechs Paar Ocellen sind sehr groß, kugelig und freistehend; sie sind so verteilt, daß die Larven teils aufwärts, teils abwärts und seitwärts sehen können. Man sieht sie oft nahe an der Oberfläche lauern; kommt dann ein Insekt über der Larve vorbei, so schnellt der Kopf und Prothorax nach oben und die Beute wird am Bauch gegriffen und ausgesogen. Sowohl in der Natur als in den Aquarien ist dies beobachtet worden.

Soweit ich sehen kann, werden die großen grünen Ostracoden (Cypris viridis) wenigstens teilweise zerkaut. Mehrmals habe ich halbgefressene Ostracoden den Larven abgenommen und gesehen, daß nur eine breiige, graugrüne Masse übrig geblieben war. Der Schlund der Larve ist größer als bei den übrigen Arten; es fragt sich also, ob sie nicht im Gegensatz zu den übrigen Larven größere Stücke schlucken kann. Schon de Geer (vol. 4, S. 387) hat behauptet, daß die Larve ihre Beute nicht aussaugt; er hat gesehen, wie sie einen Isopoden ganz verzehrt. Schiödte (1841, S. 410) hat dieses, obwohl etwas zögernd, übernommen (siehe auch Portier 1911, S. 115). Die leeren Schalen der Ostracoden decken massenhaft den Boden.

Mitte Juni verschwinden also die Larven. Ich selbst habe die Puppen nicht gefunden. In dem zoologischen Museum finden sich aber schöne lehmige Kokons von Acilius. Die Innenwände sind abgeglättet, die äußeren sehr rauh.

Schon am 21. Juni 1911 fanden sich die neugeborenen Imagines in den Teichen. Sie lagen auf dem schwarzen von der Sonne beschienenen Schlamm, waren sehr weich, und wenn sie ins Wasser gebracht wurden

nicht imstande zu tauchen. In dem folgenden Monat kriecht der neue Jahrgang aus. In kleinen halb ausgetrockneten Pfützen kann es buchstäblich von weichen Acilien wimmeln. Eine weitere Generation erscheint nicht. Wohl habe ich am 1. August 1910 und 15. August 1911 Larven gefunden, vermute aber, daß sie nur verzögerten Individuen zugehören. Die Paarung kann schon im September stattfinden. Am 26. September, einem ungemein schönen Septembertag, wurde die Paarung in zahlreichen Torflöchern beobachtet. Die Tiere überwintern unter dem Eise. Ich habe sie am 12. Dezember 1911, unter dem Eise gesehen und ausgegraben. Am 22. April 1909 wurden sie mit dem Ketscher in den Wuhnen des Versuchsteichs M. gefangen. Weiße Kalotten habe ich auf den Weibchen nie gesehen. Über Respiration und Haare in den Furchen der Weibchen siehe später.

Cybister Roeselii.

Ich bedaure sehr, daß ich nicht die Larve von Cybister habe lebend beobachten können. Die schwächere Schwimmbehaarung der Beine und der vollständige Mangel der Cerci läßt vermuten, daß er ein kriechendes Ufertier ist. Portier gibt auch folgendes (1911, S. 107) an: „Elle est incapable de se maintenir en eau profonde à la surface de l'eau pour respirer. Elle vit en effet dans des étangs herbeux et se tient toujours sur les bords au millieu des herbes aquatiques; elle affectionne surtout les endroits peu profondes.“ „D'autre fois elle reste étendue sur la vase recouvert seulement par un ou deux centim. d'eau (1911, S. 239).“ In Fig. 9 zeigt Portier, wie die Larve „se maintient au dessus de la surface la plus grande partie de son dernier anneau.

Über die Eiablage wissen wir nichts. Deegener (1904, S. 500) schreibt, daß die Tiere in den Aquarien Eier in Mengen ablegen. Wie die Eiablage geschieht sagt er aber nicht, und die Larven werden nicht ausgebrütet. Daß die Eier im Pflanzengewebe eingesenkt werden, darf nach dem Bau des Stachels wohl als sichergestellt angesehen werden. (Siehe übrigens Böving.) Deegener hat dagegen die zur Verpuppung an den Ufern der Teiche eingegrabenen Larven zahlreich gefunden und kann mitteilen, daß das Verpuppungsstadium 18—28 Tage dauert.

Auch die Imagines habe ich in der Natur nie beobachtet. Die sechs Individuen, die drei meiner Aquarien bevölkert haben, hat mir Dr. Brocher in Genf liebenswürdigerweise überlassen; sie sind während meiner Respirationsuntersuchungen viel gebraucht worden.

Subfamilie II: Noterinae.

Noterinae.

Die Subfamilie Noterinae ist hier im Lande nur durch zwei Arten, Noterus crassicornis und Noterus sparsus, repräsentiert. Von diesen gehört N. crassicornis zu einem der allergemeinsten unserer Schwimmkäfer. Nichtsdestoweniger sind eben die Mitglieder des Genus Noterus die, deren Biologie uns noch am meisten unbekannt geblieben ist. Es gelang Mag. S. Jensen in Aquarien zweimal Noteruseier zu bekommen. Von diesen entwickelte sich jedesmal nur eine Larve, die nie die erste Häutung überlebte. Wie die erwachsene Larve aussieht, wissen wir nicht. Die ganz junge Larve weicht außerordentlich von den übrigen Dytiscidenlarven ab. Meinert, der die Larve abgebildet hat, vermutet, daß sie ein grabendes oder minierendes Leben führt. Die Beine sind äußerst kurz, und Haare treten nur auf den Coxae auf. Daß diese eigentümliche Larve im ganzen doch eine richtige Vorstellung von den Noterinaelarven gibt, geht daraus hervor, daß Meinert aus den Tropen die Larven der zu derselben Subfamilie gehörenden Genera Hydracanthus und Canthydrus (H. debilis Sharp? und C. Haagii Wnck.) kennt und gezeigt hat, daß diese mit der jungen Noteruslarve große Übereinstimmung besitzen.

Im Frühjahr, sobald das Eis geschmolzen ist, sammeln die Noterinen sich in fast unglaublichen Mengen in dem warmen Wasser der sonnigen Ufer. Sie gehen mit dem Wasser auf die überschwemmten Wiesen und finden sich zwischen den Graswurzeln und den übrigen Pflanzen, die später auf vollkommen trockener Erde entfernt vom Ufer stehen. Ich habe solche Grasstücken ausgegraben und Hunderte von Noterinen in die Aquarien gesetzt, nie bekam ich Eier oder Larven. Wenn der Sommer kommt und das Wasser die Wiesen verläßt, werden die Noterusarten immer spärlicher; wohl finden sie sich den ganzen Sommer hindurch beinahe in jedem Teich, immer aber recht vereinzelt, nicht zu jenen Tausenden, die die Ufer im Frühjahr belebten. Im Herbst sind sie außerordentlich selten. Weil Böving und ich gern die Arten im Herbst untersuchen wollten, wurde eifrig nach ihnen gesucht. Von Oktober bis Dezember, und selbst an jenen Stellen, wo sie im April zahllos zuhause gewesen waren, gelang es uns dennoch nur zwei Exemplare zu bekommen.

Als ich im April 1909 die sonnenbeschienenen Ufer des Esromsees untersuchte, fand ich in dem freien Wassersaum, der sich zwischen Land und dem den ganzen Esromsee noch deckenden Eis befand, Hun-

derte von Noterusindividuen. Sie saßen auf der Unterseite eines Brettes und waren, soweit ich sehen konnte, noch weißlich und sehr weich. Ich bekam den Eindruck, daß sie eben ausgeschlüpft waren. An der Stelle wurde alles untersucht, keine Puppen wurden aber gefunden. Im Frühjahr 1912 habe ich zwölf Aquarien mit Noterinen besetzt und den Tieren die verschiedensten Lebensbedingungen gegeben. Paarung wurde sehr oft beobachtet, Eiablage leider nie. Während des Schwimmens sitzt das Männchen in einer eigentümlichen beinahe vertikalen Stellung auf dem Kopf des Weibchens. Das Männchen läßt sich von dem Weibchen durch sechs schwarze eigentümliche Flecken auf der Unterseite sehr leicht erkennen. Die Tiere führen ein in dem Detritus wühlendes Leben, selbst die Paarung scheint oft in dem Bodenschlamm vor sich zu gehen.

Nachdem dieses geschrieben wurde, gelang es mir endlich die Noteruslarve zu finden. Sie wurde zwar nicht ausgebrütet; ein Vergleich mit der Figur der jungen Larve bei Meinert läßt doch keinen Zweifel übrig, daß wir es hier mit der Larve von Noterus und wahrscheinlich von N. crassicornis zu tun haben.

Sehr oft habe ich, wie so viele andere die damals Meinerts Vorlesungen hörten, auf seine Aufforderung die Noteruslarve gesucht: eins der letzten Male, wo ich mit ihm sprach sagte er: „Warum verschaffen Sie mir nicht die Noteruslarve“. Ich kann nur bedauern, daß es ihm nicht vergönnt war, die lange gesuchte Larve zu betrachten.

Gleichzeitig damit, daß Hunderte von Noterusindividuen in Aquarien — teils solche mit hohem Wasserstand, teils solche mit feuchtem Moos eingesetzt wurden, wurden in der Natur vier Fangplätze, wo die Imagines im April äußerst häufig waren, markiert.

Die Aquarien gaben kein Resultat; weil Meinert und seine Nachfolger geglaubt hatten, daß die Larve Gänge anlege, wurden zahlreiche Blätter von Iris, Typha, Sparganium u. a. leider aber ohne Resultat untersucht. Auch in Moosrasen in denen ich im Mai die Imagines in unglaublichen Mengen fand, sah ich nie eine Larve. — An einem der Fundorte befand sich außerhalb des Cyperaceenrasens ein schwarzer mit ganz seichtem Wasser bedeckter Schlamm. In diesem saßen die Larven von Nepa, Ptychoptera, Tabanus; alle mit dem Atemrohr aufwärts bis an die Oberfläche gestreckt. Der Schlamm wurde mitgenommen und im Laboratorium untersucht; nachdem er in großen Schalen sedimentiert war, fanden sich auf der Oberfläche einige kleine

Käferlarven, die sich augenblicklich als die lange gesuchte Noteruslarve präsentierten. Später am 15. Juli wurden zusammen mit Böving ungefähr zehn Larven und zahlreiche leere Häute gesammelt.

Die Larve (Taf. III, Fig. 19) ist weißgelb, wurmförmig und gleicht beim ersten Anblick einer Elateridenlarve. Nur das metapneustische Tracheensystem mit den zwei großen, den ganzen Körper durchziehenden Tracheen, die auf der Spitze des achten Abdominalsegments in zwei Stigmata ausmünden, läßt ahnen, daß man es mit einer Wasserkäferlarve zu tun hat. Übrigens weist die Larve, was den Bau der Mandibeln und Beine anbelangt, von den übrigen Dytiscidenlarven so große Verschiedenheiten auf, daß man aus dem Bau des Körpers gar nicht auf eine Dytiscidenlarve schließen kann. Hierzu kommt, daß sie in dem Schlamm wühlend und grabend lebt und wie (Taf. III, Fig. 20) zeigt, sehr oft wie die Larven der Tabanen, Ptychopteren u. a. in der Weise in dem Schlamme sitzt, daß nur die letzten Abdominalsegmente aus dem Boden schauen, und die Spitze des Abdomens eben die Wasseroberfläche berührt. So ist es leicht begreiflich, daß das Tier den Sammlern so lange entgangen ist. In der in Fig. 20 gezeichneten Stellung habe ich es in meinen mit Schlamm bedeckten Schalen beobachtet.

Der Körper ist im ganzen weißgelb, ausgewachsen ca. 7 bis 8 mm lang; der Kopf und die Thoracalsegmente sind von einer eintönigen Farbe; die Abdominalsegmente, besonders von dritten bis siebenten besitzen einen tiefer gefärbten Ring, wodurch die Larven geringelt aussehen können. Diese Zeichnung scheint besonders den kleineren, jüngeren Larven zuzukommen. Die Kopfform gleicht nur wenig der einer Dytiscidenlarve; besonders eigentümlich sind die großen, breiten, sehr kräftigen Mandibeln, die soweit ich sehen kann, keinen Kanal besitzen, dagegen mit vielen scharfen Zähnen ausgestattet sind; sie weichen von denen der übrigen Dytisciden außerordentlich ab; etwas ähnliches findet man nur bei den Aciliuslarven (Taf. III, Fig. 21 a—c). Man darf vermuten, daß die Noteruslarven im Gegensatz zu den übrigen Dytiscidenlarven ihre Beute gar nicht aussagen, sondern wie die Laubkäferlarven sie kauen. Die Mandibel wie auch die übrigen Mundteile die nichts Besonderes darbieten, sind schon gut von Meinert dargestellt; die viergliederigen Antennen sind kurz, wenig Dytisciden ähnlich und diese Punktaugen jederseits des Kopfes zu einer Gruppe vereinigt.

Ganz merkwürdig sind die Beine eingerichtet (Fig. 23 a—d). Sie sind sehr kurz, alle beinahe gleich lang, von demselben Bau, außerordentlich breit, besonders die Femora, von welchen die der Vorderbeine am breitesten sind. Nach unten laufen sie in einen Fortsatz aus und dieser

trägt ein bis zwei kräftige Dornen; solche finden sich auch auf den Tibien. Die zwei Klauen sind sehr kräftig, nicht ganz gleich lang und am Grunde mit Borsten oder Dornen ausgestattet; Schwimmhaare fehlen ganz. Die Beine erlauben dem Tier schnell über den Boden zu kriechen; gleichzeitig wird das lange, wurmförmige Abdomen in schlängelnder Weise bewegt; sie ermöglichen ferner, daß das Tier sich sehr schnell und leicht in dem Schlamm eingräbt. Das achte Abdominalsegment (Taf. III, Fig. 22) läuft hinten in eine lange Spitze aus; hier münden die zwei Tracheenstämme, die immer deutlich durch die Haut durchschimmern, aus; das Segment trägt ferner auf der Oberseite einige (ungefähr acht) lange steife Borsten. Unten trägt das rudimentäre neunte Segment zwei Cerci, die in eine weiche, weiße Haut eingefügt sind. Diese Haut kann, wie in der Figur, ausgebreitet werden, wobei die Cerci auswärts geführt oder zusammengezogen werden, so daß sie abwärts parallel mit der Spitze des letzten Abdominalsegments zu liegen kommen; in dieser Weise sind sie bei Meinert (1901, Taf. VI, Fig. 154) abgezeichnet. Weil ich, wie gesagt, gesehen habe, wie die Spitze des Abdomens oberhalb des Wasser geführt wird, während gleichzeitig der Körper entweder auf dem Boden ruht oder im Schlamm eingegraben ist, glaube ich, daß diese Stellung für die Tiere normal ist. Um so mehr bin ich geneigt dieses als richtig anzunehmen, weil sie zusammen mit den Larven von Tabanen und Ptychopteren leben, die auch ein ähnlich gebautes Hinterleibsende haben und mit der Atemröhre Luft an der Oberfläche schöpfen, während sie mit dem Kopfe im Schlamm eingegraben sitzen.

Kapitel II. Allgemeine biologische Beobachtungen und Bemerkungen.

I. Die Eiablage der Dytisciden. — II. Der Jahreszyklus der verschiedenen Dytisciden. — III. Zur Hydrostatik des Dytiscidenkörpers: a) Die Larven; b) Die Imagines. — IV. Die Oberflächentension und ihre Bedeutung: a) Die Larven; b) Die Imagines. — V. Das Luftleben der Dytisciden.

I. Die Eiablage der Dytisciden.

Von diesen leider noch recht lückenhaften Beobachtungen über die Biologie der Dytisciden ausgehend, wollen wir unsere Aufmerksamkeit besonders auf zwei Hauptprobleme, das der Eiablage und das des Jahreszyklus der verschiedenen Dytisciden, richten.

Es hat sich also gezeigt, daß die Eiablage bei den Dytisciden wenigstens auf drei verschiedene Weisen vor sich gehen kann.

Die primitivsten findet man unzweifelhaft bei einigen Colymbetinen (Taf. V, Fig. 28 a, b, c): Colymbetes, einigen Agabus und wahrscheinlich auch einigen Rhantusarten. Die Eier werden hier auf totem, meistens an der Oberfläche schwimmendem, großblättrigem Pflanzenmaterial angeklebt. Die Eier haben besonders bei Colymbetes eine dicke, schwarzbraune Eischale und sind nur ca. eineinhalbmal länger als breit.

Die zweite Form der Eiablage trifft man bei Acilius (Taf. V, Fig. 28e). Hier werden die Eier in Haufen ganz außerhalb des Wassers entweder zwischen der Rinde niedergestürzter Bäume und Zweige oder in dem nur halbnassen Moosrasen der Teichufer abgelegt. Die Eier selbst sind von einer dünnen, gelblich-weißen Eischale umgeben, deren Länge und Breite sich wie 2:1 verhalten.

Die dritte Form der Eiablage findet man bei verschiedenen Dytiscinae (Taf. V, Fig. 28 d, f). Hier werden die Eier jedes für sich in Taschen, die im allgemeinen mit dem Stachel gebohrt werden, in lebendes Pflanzengewebe gelegt. Nur ausnahmsweise, und nur wenn sich nichts anderes darbietet, werden sie in totem Pflanzenmaterial untergebracht. Die Eier sind weiß, außerordentlich dünnhäutig und bei Dytiscus mehr als zweimal so lang als breit. Sie sind ferner schwach gekrümmt. Die Eiablage ist bei Dytiscus, Graphoderes und Hydaticus beobachtet worden. Auch bei den Colymbetini findet man Arten, die ihre Eier in dieser Weise ablegen. Dies ist der Fall mit dem Ilybius fenestratus, dessen Eier in Potamogeton natansstengeln, und mit Agabus sp., deren Eier in Ranunculus lingua beobachtet wurden.

Es zeigt sich also, daß wir in dem Genus Agabus sowohl Modus I als auch Modus III vorfinden; nähere Untersuchungen werden hier sicherlich viel Neues bringen können. Die Eiablage von Halipliden und Hydroporinen ist, abgesehen von den obengenannten Angaben über Hyphydrus, leider unbekannt. Sehr zu bedauern ist ferner, daß wir gar nicht wissen, wie und wo Cybister, Noterus und Laccophilus ihre Eier ablegen; der Bau des Stachels zeigt doch deutlich, daß sie dieselben alle in lebendes Pflanzengewebe einbohren. Der ganz merkwürdige Stachel bei Laccophilus deutet auf besondere Verhältnisse hin.

Wenn man nun in der Literatur sucht, was man bisher über Eiablage der Dytisciden weiß, so zeigt es sich, daß unsere Kenntnis sehr gering gewesen ist.

Noch 1841 schrieb Schiödte (S. 404) „daß die Eier im Frühjahr und Herbst frei ins Wasser gelegt werden.“ „Unzweifelhaft überwintern

die im Herbst gelegten Eier als solche". Beide Angaben sind sicher unrichtig. Alles was wir bisher wissen ist eigentlich in der vortrefflichen Abhandlung von Régimbart (1875, S. 201) gesammelt. Er hat sehr genau geschildert, wie Dytiscus seine Eier ablegt und die Taschen mit dem Stachel verfertigt. Er gibt an, daß der ganze Prozeß für jedes Ei nur ca. $^1/_2$ Minute dauert. Ehe die Eiablage beginnt, nimmt das Tier eine große Luftblase mit sich. Er gibt eine schöne Abbildung von einem eierlegenden Dytiscus, nur bildet er diesen in horizontaler Stellung ab, was jedenfalls nicht das übliche ist. Was Colymbetes fuscus anbelangt schreibt er: „Chez C. fuscus les valves de l'oviscapte sont rudimentaires, il les applique sur les plantes ou les détritus, auquel ils adhèrent fortement." Nähere Angaben liegen nicht vor. Weniger glücklich ist Régimbart mit seinen Angaben über Acilius. A. sulcatus, der einen sehr langen und biegsamen Stachel besitzen soll „laisse tomber ses ouefs sur la vase presque toujours nageant". Régimbart hat hier sozusagen ein „Aquarienphänomen", wie ich es oft in meinen Aquarien gesehen habe, geschildert: so legt A. sulcatus seine Eier ab, wenn die natürliche Methode nicht möglich ist. Noch behauptet Sopp, daß Acilius die Eier frei im Wasser ablege (Scienc. Goss., t. VII). Merkwürdigerweise fehlen von 1875 bis jetzt alle nähere Angaben über die Eiablage bei den Dytisciden. Weder in der Spezialliteratur noch in den Handbüchern Miall's, Lamperts kommen Bemerkungen vor, die über den Standpunkt Régimbarts hinausgehen. Nur bei Weber (1900, S. 106) findet sich eine kurze Angabe über D. circumcinctus: Diese bezieht sich aber nur auf Formaneks Beobachtung (Wien. ent. Zeitschr. 1900, S. 78), daß er die Vorder- und Mittelbeine des D. circumcinctus mit 33 Eiern bedeckt gefunden hat. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß wir es hier mit den roten Hydrachnalarven zu tun haben, eine Mißdeutung, die sich wieder und wieder in der Literatur findet. Ferner haben auch Wanke (1904, S. 310) und Sopp bei D. punctulatus (1910(?), S. 1) die Eiablage gesehen und geschildert, ohne daß jedoch etwas Neues hinzugefügt worden ist.

Zu den verschiedenen Modi der Eiablage gehören nun, wie schon in der Einleitung hervorgehoben wurde, Typen des Stachels, worüber Dr. Böving in seiner Arbeit näheres berichten wird.

II. Der Jahreszyklus der verschiedenen Dytisciden.

Das zweite Problem, welches hier erörtert werden soll, ist der Jahreszyklus der verschiedenen Dytisciden. Soweit mir bekannt ist,

bietet keine andere Gruppe der Wasserinsekten auf diesem Gebiete so verschiedene Verhältnisse dar. Die Dytisciden überwintern teils als Larven, teils als Imagines, teils gleichzeitig auf beiderlei Weise, teils im Wasser und teils auf dem Lande. Es ist ferner nicht ganz ausgeschlossen, daß sie auch als Eier überwintern können (gewisse Agaben). Wir können drei Gruppen unterscheiden:

Gruppe I. Überwinterung teilweise als Larven, teilweise als Imagines. Als Larven hauptsächlich im Wasser unter dem Eise, als Imagines vielleicht auch oberhalb des Wassers in Kältestarre, in Erdhöhlen nahe am Ufer oder unter den Steinen.

Hierher gehören mit Sicherheit vorläufig nur unsere Ilybius- und einige Agabusarten. Wahrscheinlich muß man auch die meisten Agabus- und Rhantusarten zu dieser Gruppe rechnen.

Gruppe II. Überwinterung nur als Imagines, nie als Larven soweit wir vorläufig wissen, nur im Wasser unter dem Eise, wahrscheinlich nicht regelmäßig auf dem Lande. Diese Gruppe findet sich in früh austrocknenden Teichen, unmittelbar nachdem sie aufgetaut sind, und die Eiablage findet zu eben dieser Zeit statt. Schon in den ersten Tagen des Mai verschwinden die Larven, um sich zu verpuppen, aus den Teichen, die im Mai bis Juni vollständig eintrocknen. Wo die Tiere als Imagines von Juni bis Oktober und November, wenn die Teiche sich wieder füllen, sich aufhalten, kann mit Sicherheit nicht angegeben werden.

Hierher gehören wenigstens Colymbetes fuscus und wahrscheinlich die übrigen Colymbetesarten, vielleicht auch mehrere Agabus- und Rhantusarten.

Gruppe III. Wie Gruppe II (D. punctulatus?); die Tiere finden sich aber in größeren Teichen, die nicht austrocknen; Eiablage beginnt hauptsächlich später und die Larven haben ihre Blütezeit in den Sommermonaten.

Hierher gehört vermutlich die ganze Gruppe der Dytiscinae, zum mindesten aber Dytiscus und Acilius. Es darf jedoch betont werden, daß die Hydaticus- und Graphoderes imagines bisher nicht unter dem Eise beobachtet worden sind. Die Überwinterung auf dem Lande ist daher nicht ganz ausgeschlossen. Die Eier werden von April bis Ende Juni abgelegt, in dieser Periode aber zu Zeiten, die für die verschiedenen Arten recht verschiedene sind. Die Larven verlassen das Wasser vor August und die neuen Imagines finden sich schon im August bis September ein.

Kein Dytiscus hat hier im Lande zwei Generationen. Es ist übrigens eine recht merkwürdige Erscheinung, daß die Imagines von so vielen unserer Dytisciden schon im Juni bis Juli die Puppenhöhle verlassen, und daß trotzdem viele sich augenblicklich ins Wasser begeben, doch keine zweite Eiablage stattfindet. Inwieweit die bei den Dytiscusarten und bei Cybister nun aufgeklärten Verhältnisse, nämlich daß die Paarung im Herbst vor sich geht, und daß das Sperma in den überwinternden Weibchen den Winter überlebt, um dann erst im nächsten Frühjahr die Eier zu befruchten, allgemeine Giltigkeit haben, wissen wir nicht. Da aber die Acilien im Spätherbst sich überall in meinen Teichen paarten, und weil Colymbetes und mehrere Agaben, trotzdem die Eiablage erst im April stattfand, im November-Dezember sich in meinen Aquarien paarten, vermute ich, daß diese eigentümlichen Verhältnisse unter den Dytisciden recht verbreitet sind.

Es war übrigens meine Absicht, eine 14tägige Untersuchung über die Dytisciden und Hydrophiliden einiger Teiche Nordseelands zu beginnen und deren Resultat in dieser Arbeit zu publizieren. Es gelang mir aber nicht, eine solche Untersuchung durchzuführen. Meine Versuchsteiche eigneten sich infolge der Armut der Fauna nicht hierzu, und erst zu spät fand ich die günstigen Lokalitäten. Eine solche Arbeit ist, wenn sie sowohl Eiablage wie Larvenstadien berücksichtigen soll, sehr schwer und zeitraubend; ich mußte daher vorläufig den Plan aufgeben.

Von April 1911 bis Januar 1912 sind zwei eigentümliche Teiche Hjortesö (Hirschteich) und Fönstrupteich, Ziel zahlreicher Exkursionen von mir selbst und mehreren Studierenden gewesen. Der Hjortesö wimmelte im Frühjahr von Halipliden, Hydroporen, Acilius sulcatus, Hydaticus transversalis, Dytiscus marginalis, später von Graphoderes bilineatus, Hydaticus seminiger, Dytiscus dimidiatus und Laccophilus minutus. In unglaublicher Menge entwickelten sich im Sommer besonders die Hydaticus- und Laccophiluslarven. Im August trocknete der Teich aus. Nachdem er zwei Monate vollkommen trocken gewesen war, grub ich aus dem Schlamm Hyphydrus ovatus und mehrere Haliplusarten aus; dagegen gelang es mir nicht, die übrigen Arten zu finden.

Am 1. November war der Teich wieder voll Wasser. Am 20. November fehlten die Wasserpflanzen natürlich noch ganz, die Gräser hatten sich aber über die Oberfläche gestreckt. Mit den Netzen wurde zwischen der Vegetation gefischt. Keine einzige Dytiscide wurde gefangen, dagegen zahllose Cladoceren, Copepoden und einzelne Corixen.

Die Verhältnisse änderten sich im Dezember nicht; das reiche Leben findet sich erst nach dem eigentlichen Winter im April und Mai ein.

Mehrere Arten scheinen also wirklich teilweise die heiße Jahreszeit im ausgetrockneten Schlamme zu überleben, teilweise aber auch ihre Winterquartiere nicht zu verlassen, da der Boden mit Wasser bedeckt wird. Sie gehen dann erst im Frühjahr in die Teiche. Dies stimmt auch mit Beobachtungen anderer überein. So hat Schiner (1872, S. 75), als er in ein Aquarium, das von August bis Oktober völlig ausgetrocknet war, $8^1/_2$ Uhr morgens Wasser goß, bemerkt, daß mittags 4 Uhr drei Haliplus, zwei Philydrus und ein Colymbetes darin herumschwammen.

Was die großen Dytiscen anbelangt, so graben sie sich nicht in den Schlamm ein, sondern verlassen die austrocknenden Teiche, und suchen abends bessere auf. So verhalten sich wahrscheinlich auch Acilius und Hydaticus. Auch der andere Versuchsteich, Fönstrupteich, trocknete in dem regenlosen Sommer 1911 ganz ein. In den Tagen vom 8. bis 20. September fand ich in dem Zufluß nicht weniger als 54 Individuen von D. marginalis, dimidiatus und punctulatus (Männchen, glatte und geriffelte Weibchen). Als der Teich im November wieder mit Wasser gefüllt wurde, fanden sich an den südexponierten Ufern des Teiches wieder zahlreiche Individuen, die drei Dytiscusarten, während sie gleichzeitig aus dem Zufluß verschwunden waren. Später fror der Teich zu. Die Überwinterung fand wahrscheinlich unter dem Eise statt. Zusammen mit den großen Dytiscen wurden im November zahlreiche Laccophilus, Hyphydrus, verschiedene Agabusarten und einige Hydroporen gefangen. Sie müssen den trockenen Sommer in dem Schlamm zugebracht haben.

In der letzten Zeit haben teils Balfour Browne (1905, S. 58; 1906, S. 290), teils Zaitzew (1908, S. 66) in einer mir unzugänglichen Arbeit auf regelmäßige Beobachtungen gestützt versucht, den Jahreszyklus in Teichen zu verfolgen. Balfour Browne's Untersuchungen, die in dem Norfolk Broadistrikt ausgeführt worden sind, stimmen mit den meinigen in der Hauptsache überein. Er glaubt aber, daß "winter conditions directly or indirectly kill off imagos and larvæ of the various species in those stations, to which they have spread during the summer, so that each spring the process of distribution beginns again from the comparatively small numbers of stations, at which the larvæ or in some cases the imagos have survived (1905, S. 66)." Auch Balfour Browne behauptet, daß die Dytisciden in den Norfolkbroads wahrscheinlich nur einen Jahreszyklus in jedem Jahre haben und vermutet, daß die Tiere

„not disperse on the drying up of a pond or dyke but remain somewhere in the vicinity, probably in the cracks in the mud or among the damp herbage at the sides“ (1906, S. 303).

Wir wollen uns noch mit einigen für das Verständnis des Dytiscidenkörpers und seiner Funktionen sehr wichtigen aber auch sehr schwierigen Problemen beschäftigen, nämlich mit der Hydrostatik des Dytiscidenkörpers, seiner Ölproduktion und deren Bedeutung, ferner in welcher Weise die Oberflächenspannung (the surface film) nutzbar gemacht wird, und schließlich mit den Dytisciden als Lufttieren und den damit zusammenhängenden Fragen, besonders den Lautphänomenen. Auf mehreren dieser Gebiete kann ich nur Arbeitstheorien — Steine für Brot — bieten; andererseits ist es dringend notwendig, daß die Untersuchungen hier in ganz andere Bahnen geleitet werden.

III. Die Hydrostatik des Dytiscidenkörpers.

a) Die Larven.

Die allermeisten der dänischen Dytiscidenlarven sind unterkompensiert, d. h. schwerer als das Wasser. Sobald man sie ins Wasser wirft, sinken sie zu Boden. Nie sieht man sie passiv durch die Wasserschichten zur Oberfläche steigen. Diese wird entweder kriechend (Taf. II, Fig. 14) (Hydroporenlarven, Colymbetes, mehrere Agabuslarven) oder schwimmend (Taf. II, Fig. 15) (andere Agabus-, Ilybius- und mehrere Rhantus- und Laccophiluslarven) erreicht. Keine Strukturverhältnisse können in der Weise aufgefaßt werden, daß sie eine Verminderung der Fallgeschwindigkeit d. h. Vergrößerung des Querschnittswiderstandes herbeiführen könnten. Nur die langen, befiederten Cerci bei den Laccophiluslarven dürften in dieser Hinsicht vielleicht eine Rolle spielen.

Die Larven der Gruppe Dytiscinae besonders und die der Genera Dytiscus, Hydaticus, teilweise auch Acilius und Graphoderes sind dagegen in der Regel überkompensiert. Ohne die Beine zu bewegen, können sie vertikal von dem Boden frei durch die Wasserschichten zu der Oberfläche aufsteigen. Wenn sie sich in tieferen Wasserschichten befinden, müssen sie sich oft mit den Klauen an Pflanzen verankern, sonst steigen sie vertikal empor. Einstellen aller Bewegungen führt die eine Gruppe an den Boden, die andere an die Oberfläche.

Haben die Larven von Hydaticus und Dytiscus aber eine sehr

reichliche Mahlzeit bekommen, dann werden sie so schwer, daß sie in Aquarien, in dem keine Pflanzen sich finden, langsam zu Boden sinken. Die Fallgeschwindigkeit wird durch die sechs weit auseinander stehenden, reich befiederten Beinbögen, die den Querschnittwiderstand (Tafel II, Fig. 16, 17, 18) des Körpers beträchtlich vergrößern, sehr stark herabgesetzt. — Wenn solche Larven die Oberfläche erreichen wollen, müssen sie mit großen Schwimmbewegungen mühsam aufwärts schwimmen; sie sind entschieden unterkompensiert. Die Luftmenge der Tracheen ist wohl imstande eine Larve in normalen Fütterungsstande leichter als Wasser zu machen, eine satte, deren Darm mit Futter vollgepfropft ist, dagegen nicht. —

Endlich vermögen die hier erwähnten Larven wahrscheinlich durch Erweiterung oder Zusammenziehen der Tracheen die darin aufgespeicherte Luft, hydrostatisch zu benutzen. In welcher Weise dies vor sich geht, wissen wir leider nicht, da die näheren physiologischen Untersuchungen fehlen. Daß sie dies aber können, ist höchstwahrscheinlich; man hat es bisher nur noch nicht gesehen. Folgende Beobachtungen sprechen dafür.

Untersucht man hungernde Larven oder solche, die ein oder zwei Tage vorher gefüttert worden sind, so sieht man sie teils in der Oberfläche hängen, teils schnell den Boden absuchen. Hier können sie einige Minuten ganz stille stehen, dann steigen sie vollkommen passiv mit weitgespreizten Beinen aufwärts. Plötzlich hört die Bewegung auf, sie stehen nun einige Sekunden mit aufwärts geschlagenem Abdomen auf den Beinen ruhend, schwebend mitten im Wasser; dann steigen sie weiter aufwärts, atmen und werden nun entschieden überkompensiert. Ich vermute, daß während der Auffahrt die Luft der Tracheen in der Weise hydrostatisch verwertet worden ist, daß das Tier nach Belieben teils aufwärts steigen, teils schwebend stehen kann.

Wäre dies auch vielleicht für die Dytiscus- und Hydaticuslarven, weil die Schwebevorgänge nur momentan dauern, und nur bei einem bestimmten Füllungsgrad des Darmes in Betracht kommen, zweifelhaft, so ist es für die Aciliuslarven ganz augenfällig. Sie stehen oft einige Sekunden schwebend in den mittleren Wasserschichten, steigen dann und wann langsam aufwärts um Luft zu atmen, schwimmen abwärts, stellen sich auf eine Wasserschicht ein, und schwimmen in dieser dann und wann äußerst langsam horizontal weiter. Hört die Bewegung auf, werden die Beine auswärts geschlagen, und der Körper ruht wieder schwebend in dem Wasser, dann folgt eine äußerst langsame Sinkbewegung die von einer Schwimmbewegung abgelöst wird. Die

Aciliuslarven nähern sich hydrostatisch den Moclonyxlarven, die auch schwebend stehen können, aber um Luft zu schöpfen die Oberfläche erreichen müssen. Die letzte Stufe der Entwicklungsreihe der Mückenlarven, die Corethralarve, die sich von der Oberfläche ganz emanzipiert hat und mit zwei Paar Schwimmblasen versehen ist, haben die Dytiscidenlarven jedoch nicht erreicht. Daß das Überkompensieren des Körpers und das vermeintlich hydrostatische Ausnutzen der Luft der Tracheen auf vitalen Prozessen beruht, ist deshalb unzweifelhaft, weil jede sterbende oder abgestorbene Dytiscidenlarve unterkompensiert ist, und langsam auf den Boden sinkt, wo sie liegen bleibt.

b) Die Imagines.

In viel höherem Grade als die Larven sind augenscheinlich die Imagines imstande die Luft hydrostatisch auszunützen. Im Gegensatz zu den Larven sind die Imagines aller Dytisciden überkompensiert; inwieweit die Pelobien und besonders die Amphizoen auch überkompensiert sind, müssen spätere Untersuchungen entscheiden. Dies hängt wenigstens teilweise damit zusammen, daß die Imagines unter den Deckflügeln einen mit Luft gefüllten Hohlraum besitzen. Sterbende oder abgestorbene Imagines sinken, so viel mir bekannt ist, nicht zu Boden, sondern bleiben an der Oberfläche. Erst wenn die Tiere halb verwest sind, und der Luftraum mit Wasser gefüllt wird, versinken die Körper.

Das Exoskelett des Dytiscidenkörpers ist immer schwerer, als Wasser; skelettiert sinken die einzelnen Teile zu Boden. Die Weichteile an denen übrigens der Fettkörper besonders im Herbst einen sehr großen Anteil hat, sind nicht imstande dieses Übergewicht zu kompensieren. Es ist nur der Luftinhalt, der den Körper leichter als die von demselben verdrängte Wassermenge macht. Man kann sich leicht hiervon überzeugen. Man läßt eine Dytiscide (i. c. Colymbetes fuscus oder Dytiscus sp.) an die Oberfläche zum Luft schöpfen aufsteigen. Unmittelbar ehe sie aufsteigt, befreit sie sich, wie immer, von einem Teil ihrer Luftmenge. In dem Augenblick wo das Tier an die Oberfläche kommt, gibt man ihm einen Stoß, so daß es seinen Zweck nicht erreicht. Es sucht wieder den Boden auf, befreit sich von mehr Luft, steigt wieder aufwärts, wird wieder hinweggestoßen usw. Wenn dieses sich ca. 10 bis 20 Mal wiederholt hat, ist das Tier entschieden unterkompensiert. Zweimal sind die Tiere so schwer gewesen, daß sie nicht einmal schwimmend die Oberfläche erreichen konnten. Stundenlang kämpften sie, um sich von dem Boden zu erheben; immer fielen sie zurück, und wurden sicherlich nur gerettet, weil ich sie aus dem Wasser nahm.

Versuche dieser Art gelingen immer am besten mit Colymbetinen und mit Dytisciden. Mit Acilien sind sie mir nie gelungen; sie blieben immer überkompensiert.

Aus diesen Versuchen lernt man auch folgendes: Man begegnet so oft der Auffassung, daß die Luft für das Schwimmvermögen nur nebensächlich sei und meint, die Tiere seien so kräftige Schwimmer, daß die Luft als Erleichterungsmaterial überflüssig ist. Dies ist ganz unrichtig. Wenigstens für die Colymbetinen ist die Luft durchaus eine Bedingung, ohne welche die Tiere überhaupt nicht imstande sind, sich von dem Boden bis an die Oberfläche zu erheben. Das Schwimmvermögen der großen Dytiscen ist gewiß viel größer, doch spielt auch hier die Luft, besonders für die schweren trächtigen Frühjahrsweibchen, deren Eier immer schwerer als das Wasser sind, und für die Tiere überhaupt, wenn sie eine reichliche Mahlzeit genommen haben, sicherlich als Auftriebsmittel während des Schwimmens eine sehr große Rolle. Die Dytiscusindividuen, die unterzukompensieren mir gelang, waren immer unmittelbar vorher reichlich gefüttert worden. Trächtige Weibchen standen damals (Winter) nicht zur Verfügung.

Stört man die Tiere, wenn sie in der Oberfläche hängen nicht, so geben sie, wenn sie abwärts schwimmen große Luftquantitäten ab; sie sind überkompensiert, und es ist ihnen im allgemeinen nicht möglich, schnell abwärts zu schwimmen. Zwischen jedem Schlag mit den Hinterbeinen steigt der Körper aufwärts. Daher befreit sich das Tier gern von größeren Luftquantitäten, die während der Abfahrt als Luftblasen immer abgegeben werden. Wird ein Tier gejagt, dann stößt es beinahe immer, um leichter schwimmen zu können, größere Luftmengen aus.

Man kann die hydrostatische Ausnutzung der Luft bei den Imagines sehr deutlich beobachten. Nachdem z. B. ein Colymbetes fuscus sich Luft geholt hat, schwimmt er einige Zeit langsam in dem Aquarium umher; dann hören die Schwimmbewegungen auf, die vorderen und mittleren Beinpaare werden gespreizt, die hinteren aufwärts geschlagen. In dieser Stellung sinkt der Körper außerordentlich langsam zu Boden, wo er auf den Klauen der zwei ersten Beinpaare ruht. Der Körper ist also in diesem Augenblick unterkompensiert. Früher oder später folgen nun ein paar Schwimmbewegungen, die den Körper wenige Zentimeter aufwärtsheben, die frühere Stellung wird eingenommen, nun aber steigt der Körper vollkommen passiv bis an die Oberfläche; der Körper ist also jetzt überkompensiert. Während des Steigens wird die Fahrt gewöhnlich größer. Dies braucht aber nicht daher zu rühren, daß

die Lufträume in dem Körper erweitert werden, sondern, weil der Druck der Wassersäule während der Auffahrt immer abnimmt.

Ganz wie die Larven der Acilien können manche Imagines sich zum Schweben auf die mittleren Wasserschichten einstellen. Ich habe solche momentane Schwebestellungen, bei den Agaben und Dytiscen, und viel längere und viel deutlichere bei Hyphydrus ovatus gesehen. Wie die meisten Hydroporen besitzt dieses Tier keine Lufthöhle, die Luft, die es mit sich führt, ruht als kleine kugelrunde Blase oberhalb der Spitze der Elythren (Taf. VII, Fig. a, b, c). Diese Blase kann während des Herumschwimmens sich ablösen und eine neue sich bilden. Die Blase kann aber auch eingezogen werden und dann wieder hervortreten. Mehrmals habe ich nun gesehen, wie Hyphydren mit Luftblasen an der Spitze des Abdomens langsam vertikal aufsteigen. Mitunter hört das Aufsteigen auf; vollkommen ruhig stehen sie schwebend im Wasser. Nicht immer, aber doch mehrmals, habe ich deutlich gesehen, daß die Luftblase nicht abgegeben, sondern eingezogen wird. Ich vermute, daß die Luftblase, die freiliegend nicht hydrostatisch verwertet werden konnte, nun in den Tracheenblasen unter den nötigen Druck gebracht wird, und daß das spezifische Gewicht des Körpers dem des umgebenden Wassers genau angepaßt wird.

Ich habe ferner mehrmals gesehen, wie ein Dytiscus auf dem Boden des Aquariums nur auf den äußersten Spitzen der Mittelbeine ruhend steht; die Hinterbeine sind bogenförmig auf- und vorwärts geschlagen. Dann hob der Körper sich 5—6 cm und stand ca. 20 bis 30 Sekunden vollkommen ruhig frei im Wasser; ohne jede Bewegung der Beine hob er sich darnach langsam weiter, bis die Spitzen der Hinterbeine die Oberfläche erreichten. Ganz selbständig und in meiner Abwesenheit sah auch Böving eine ganz deutliche Schwebestellung und dann langsames passives Steigen bis an die Oberfläche.

Die Luft wird auch auf andere Weise von den Tieren benutzt. Sie dient auch dazu, den Schwerpunkt des Körpers zu verlagern. Solange die Tiere schwimmen, liegt der Körper am oftesten beinahe horizontal; wenn sie passiv aufwärts steigen um Luft zu schöpfen, liegt es meistens schräg, mit aufwärts gerichteter Abdominalspitze, die also zuerst die Wasseroberfläche erreicht. So sind die Verhältnisse bei den Colymbetinen, Hydaticus und Dytiscus; die Acilien dagegen schießen oft passiv in vertikaler Stellung auf. Vielfach liegt der Körper doch an der Oberfläche schwimmend ganz horizontal und dabei kommt die Spitze des Abdomens unter den Wasserspiegel zu liegen. Das Tier kann also nicht atmen. Dann beobachtet man aber, wie es sich plötzlich und so weit ich sehen

kann, ohne daß die Beine sich bewegen, schräg einstellt; nun ist es die Spitze des Abdomens die in der Oberfläche liegt. Das Tier atmet und sucht darauf wieder abwärts zu kommen. Ich glaube daß wir es während der Einstellung des Körpers von horizontaler bis schräger Lage des Körpers mit einer Luftverschiebung zu tun haben. (Dies hat schon Brocher 1911, S. 10 gesehen).

Merkwürdigerweise hat man sich nur sehr wenig mit der Hydrostatik des Dytiscidenkörpers beschäftigt. Was hier geschrieben ist kann jeder, der ein Aquarium mit Dytisciden besitzt, nachprüfen und sicherlich viele interessante Beobachtungen hinzufügen. Es ist eine ganz eigentümliche Tatsache, daß wir unter den Dytisciden solche finden, die, wenn auch nur in kleinen pflanzenreichen Teichen, imstande sind, ein eigentlich halb pelagisches Leben zu führen. Zu den pelagischen Insekten hat man bisher nur die Corethralarven gezählt. Meines Wissens ist bis 1911 nur einem einzigen Entomologen bekannt gewesen, daß die Dytisciden Schwebestellungen einnehmen können. Das ist der dänische Entomologe J. C. Schiödte, der in einem seiner Hauptwerke Danmarks Eleutherata (1841, S. 406) folgendes schreibt: „Noch auf eine andere, bisher unbekannte und unaufgeklärte, nicht von äußeren Bedingungen, sondern nur von dem eigenen, freien Willen abhängige Weise, müssen die Dytisciden sich unter dem Wasser halten können; denn man sieht sie dann und wann, obwohl selten frei in der Mitte des Wassers ausruhen." Weil aber dann Schiödte zufügt: „Sobald diese geheimnisvolle Kraft aufhört, und sie sich von dem Gegenstand, an dem sie sich festhalten, losmachen, steigen sie langsam in die Höhe", bin ich darüber nicht ganz klar, ob Schiödte wirklich gemeint hat, daß die Tiere frei in den mittleren Wasserschichten schweben können. Ich vermute dies jedoch und glaube, daß der letzte Satz von Schiödte nur wenig glücklich redigiert worden ist.

Schon 1908 (Planktoninvestigations S. 325) habe ich die Schwebestellungen der Dytiscidenlarven, besonders die der Dytiscus- und Aciliuslarven erwähnt und die Bedeutung der Beine bei Vergrössung des Querschnittwiderstandes hervorgehoben. Daß auch die Imagines schwebend stehen können, war mir damals unbekannt. Dies hat dagegen Portier (1911, S. 272) gesehen. Er schreibt:

„Chose curieuse, il semble que l'insecte puisse modifier sa densité a volonté; on le voit en effet de temps en temps, monter ou descendre lentement dans le liquide, sans qu'il fasse le plus léger mouvement de natation; ses mouvements de descente correspondent sans doute à des

phases de contraction de ses muscles qui compriment le gaz contenue dans les trachées."

Wie interessant diese Schwebestellungen der Dytiscidenimagines auch sein mögen, man darf jedoch nicht vergessen, daß sie hauptsächlich Aquarienphänomene sind. Man darf sich nicht die Sache so vorstellen, daß unsere Teiche von Planktonschwärmen schwebender Dytisciden überfüllt sind. In der Natur kommen sie wahrscheinlich nur sehr selten vor. Da sie hauptsächlich zwischen dem Pflanzengewirr leben, kommen die Tiere nur selten in die Lage, sich nicht mit den Klauen der Mittelbeine schwach verankern zu können. Nur in pflanzenleeren Aquarien habe ich bisher Schwebestellungen beobachtet. — Immerhin sind die Beobachtungen, weil sie physiologisch weiter verwertet werden können, nicht ohne Interesse.

IV. Die Oberflächenspannung und ihre Bedeutung für die Dytiscidenkörper.

In einer hervorragenden Arbeit: Les phénomènes capillaires, leur importance dans la biologie aquatique, hat Brocher (1910, S. 1) die Bedeutung der Capillarphänomene besonders für die Insekten in überzeugender Weise dargestellt. Ich verweise jeden, der sich für diese Erscheinungen interessiert, auf diese grundlegende Arbeit. Meine eigenen Untersuchungen hat sie sehr erleichtert. Wo ich mich in Übereinstimmung mit ihm finde, verhalte ich mich hauptsächlich referierend. In einigen wesentlichen Punkten jedoch glaube ich, hat Brocher nicht ganz recht.

a) Die Dytiscidenlarven.

Man huldigt im allgemeinen der Anschauung, daß die Dytiscidenlarven, wenn sie atmen, von der Oberflächentension getragen, frei von der Oberfläche abhängen. Als allgemeine Regel ausgesprochen, ist dies, was mir schon lange bekannt war, entschieden falsch. Schon Brocher (1910, S. 36) hat gezeigt, das „la grande majorité" der Dytiscidenlarven, d. h. alle unterkompensierten Larven, nicht von der Oberfläche getragen werden können. Um die Stigmen über dieselbe zu bringen, müssen sie sich auf Gräser, Blätter etc. mit den Beinen stützen. Der Stoß, der die Spitze des Abdomens über das Wasser bringt ist „d'origine musculaire et non d'origine hydrostatique". Brocher hat auch gezeigt, daß die Cerci aller dieser Larven nur sehr wenig entwickelte Haare besitzen und hier die Bedeutung haben, daß sie „forcent l'extrémité de la

larve à se redresser et la maintiennent contre la surface dans une position favorable au bon fontionnement des stigmates."

Nur die meisten Larven der Gruppe Dytiscinae, die in der Regel überkompensiert sind, sind imstande von der Oberfläche zu hangen. Brocher glaubt, daß die Cerci aller dieser Larven mit Schwimmhaaren bekleidet sind. Dies ist jedoch nur für die Dytiscuslarven, nicht aber für Hydaticus, Graphoderes und Aciliuslarven richtig und die Haarbekleidung der Dytiscuslarven hat, so weit ich sehen kann, keine Bedeutung für das Aufhängen der Tiere an der Oberfläche; sie vergrößern dagegen das Schwimmvermögen.

In überzeugender Weise zeigt nun Brocher, daß alle diese Larven hydrostatisch gegen die Oberfläche gestützt sind, die Cerci sind nicht, wie man früher glaubte, „un flotteur hydrofuge permettant à la larve de se suspendre à la surface; . . . . . la larve est appuyèe contre la surface par ces cerques", und diese dienen dazu während des Einatmens eine zweckentsprechende Gleichgewichtslage herbeizuführen.

Gleichzeitig damit, daß die Larven hydrostatisch gegen die Oberfläche mittelst ihrer Cerci angedrückt sind, sind sie auch an der Oberfläche mit ihren Stigmen, die sich öffnen sobald die Spitze des Abdomens über Wasser gebracht ist, aufgehängt. Was den Bau der Stigmen, ihren Schließapparat u. a. anbelangt, verweise ich auf die schönen Untersuchungen Portiers (1911, S. 231). Interessant ist sein Nachweis der Fühlborste, die man immer am Rande des Stigmas findet. Sie läßt sich mit dem Periskop eines Unterseeboots wahrscheinlich ganz gut vergleichen. Was übrigens den Larvenkörper im Vergleich mit dem Imagokörper charakterisiert ist, daß er, wenn die Hinterstigmen und ihre Ränder ausgenommen werden, überall benetzbar ist; dies gilt auch für die Haare der Cerci, die man früher als unbenetzbar ansah.

b) Die Dytiscidenimagines.

Wie schon oben bemerkt, sind die Dytiscidenimagines in der Regel überkompensiert. Man sollte daher glauben, der Körper brauche nicht besondere Einrichtungen, um frei von der Oberfläche abhängend atmen zu können. Dem ist aber nicht so. Erstens ist der Körper, zumal bei trächtigen Weibchen und bei eben gefütterten Tieren überhaupt nicht immer überkompensiert; zweitens sollen die Tiere um die Spitze des Abdomens in der Oberfläche anzubringen, während des Atmens eine schräge Stellung einnehmen.

Es ist eigentlich etwas ganz merkwürdiges, daß ein Organismus, wie Dytiscus latissimus, der mit einem so schweren Chitinpanzer

bekleidet ist, wirklich imstande ist, sich leichter als das Wasser zu machen, aber daß er in den Augenblicken, wo er unterkompensiert ist, doch fähig ist, sich von der Oberfläche tragen zu lassen, ist auch nur möglich, weil eine ganze Reihe Strukturverhältnisse, die bisher übersehen oder mißverstanden worden sind, auf diese Ansprüche eingestellt sind.

Man behauptet im allgemeinen, daß die atmende Dytiscide nur an einem Punkte der Spitze des Abdomens, an der Oberfläche aufgehängt ist. Dies ist in der Regel nicht richtig. Eine atmende Dytiscide ist an drei Punkten aufgehängt: Der Abdominalspitze und den zwei Klauen der Hinterbeine. Diese sind in der Atmung-Ruhelage weit vorwärts geschlagen; die Femora und Tibien stehen horizontal, die Tarsen dagegen sind mehr oder weniger vertikal gestellt und auswärts gekrümmt. Die Krümmung der Bögen ist in der Weise angepaßt, daß die Klauen eben die Oberfläche erreichen können. Wo diese die Oberfläche berühren, sieht man zwei kleine Vertiefungen oder Erhebungen. Die drei Punkte bilden miteinander ein gleichschenkliges Dreieck, das wir als das Aufhängungsdreieck bezeichnen können. Je spitzer der Scheitelwinkel und je kürzer die Grundlinie wird, umso schlechter ist der Körper an die Oberfläche aufgehängt. Die stabilste Aufhängungsweise kommt zustande, wenn das Aufhängungsdreieck gleichseitig ist. Spitze, gleichschenkelige Aufhängungsdreiecke findet man bei den kurzbeinigen Agaben und Colymbetinen, gleichseitige bei den Dytiscusarten. Bei den Aciliusarten finden wir wieder gleichschenkelige Dreiecke, hier kommen aber wegen der Länge der Hinterbeine, die Klauen so weit von der Körperachse nach außen zu stehen, daß der Scheitelwinkel bedeutend über 60° wird. (Taf. V, Fig. 29a—d.) In Übereinstimmung hiermit sind die Beine in der Aufhängungsstellung bei der Acilien teils viel mehr vorwärts geführt als bei den Colymbetinen und gleichzeitig mehr horizontal gestellt (Taf. VII, Fig. 38, 39, 40 und Taf. VI, Fig. 30, 31, 32). Es kann noch hinzugefügt werden, daß es Agabusarten und Hydroporen gibt, wo die Hinterbeine so kurz sind, daß die Klauen nicht die Oberfläche erreichen können (Taf. VI, Fig. 33a, b). Diese Tiere strecken daher nicht, wenn sie an der Oberfläche atmen, die Hinterbeine vorwärts, sondern nach hinten, und die Schienen ruhen dann auf der Oberfläche. Diese Beobachtungen, die sich sehr leicht anstellen lassen, hat man merkwürdigerweise ganz übersehen. Man versteht nun besser, warum die Klauen der Hinterbeine, selbst wenn sie zu einem einzigen und dann stets zugespitzten Endglied reduziert werden, nie ganz verschwinden.

Der dritte Aufhängungspunkt, die Spitze des Abdomens, ist beson-

ders von Brocher und Portier näher studiert worden. Es ist für die Tiere bekanntlich von Bedeutung, daß Wasser weder in die Lufthöhle noch durch die Stigmen eindringt. Das Eindringen des Wassers in den Dorsalraum wird dadurch verhindert, daß er mit einer Luftblase versehen ist (fermeture gazeuse Portier) die erst, wenn die Spitze des Abdomens an der Oberfläche ist, entweicht und ferner auch weil die zwei letzten Rückenschienen mit wasserabstoßenden, eingefetteten Haaren bekleidet sind. Die Kapillarphänomene hindern das Eindringen des Wassers in die Stigmen. (Hierüber siehe Brocher 1910, S. 43 u. a.)

In Zusammenhang mit dem Aufhängen des Körpers an der Oberfläche, dürfen wir am besten die Ölproduktion der Dytisciden erwähnen.

Brocher (1910, S. 19) hat die Dytisciden-Imagines unter die Tiere, deren Körper „en entier ou au moins dans la plus grande partie mouillable par l'eau" ist, gestellt. Er meint, daß nur die hinteren Abdominalsegmente, die mit poils hydrofuges bekleidet sind, unbenetzbar sind; der übrige Körper aber ist es nicht. Diese Auffassung ist unrichtig.

Betrachtet man eine Dytiscide, die ruhig an der Oberfläche mit den größten Teil der Elythren oberhalb des Wassers horizontal liegt, so sind die Elythren, trotzdem sie bekanntlich nicht mit hydrofugen Haaren bekleidet sind, wenn nicht immer, doch sehr oft vollkommen trocken. Oft liegen auf der sonst trockenen Oberfläche einzelne Wasserperlen, die bald ablaufen. Eine Dytiscide, die aus der Puppenwiege schlüpft und sich ins Wasser begibt, ist unbenetzbar; das Tier ruht wie ein Gyrinus auf der Oberfläche. Hält man ältere Tiere einige Tage im Trocknen und werden sie plötzlich ins Wasser gelegt, verhalten sie sich auf ganz ähnliche Weise. Man bemerkt ferner, daß Tiere, die man aus dem Wasser nimmt, selbst wenn Wasser auf ihrem Körper ist, dieses in wenigen Sekunden abschütteln. Schon Törne (1910, S. 439) sagt, daß der Körper der Dytisciden „tatsächlich unbenetzbar ist; denn sobald man ihn aus dem Wasser genommen hat, ist er trocken." Diese Unbenetzbarkeit hängt wenigstens teilweise mit den am ganzen Körper, besonders aber auf dem Prothorax auftretenden zahllosen einzelligen „Firnisdrüsen" zusammen. Törne, der diese Drüsen besonders untersucht hat, gibt an, daß deren Ausführungsgänge in zahlloser Menge das Chitin durchbrechen (3 bis 4000 auf eine Quadratmillim.). Siehe auch Neureuter (1904, S. 26). Von ähnlichen Drüsen soll auch die milchige Flüssigkeit herrühren, die aus der Halshaut zwischen Kopf und Prothorax, besonders bei den Acilien massenhaft, wenn man die Tiere

greifen will, hervortritt. Die Drüsen öffnen sich mit zahlosen Ausführungsgängen da, wo man zwei Gruppen von kleinen Haaren findet. Die Flüssigkeit ist früher von Leydig (1859, S. 33), Plateau (1876, S. 1) u. a., untersucht worden. Auch Schiödte hat sie gekannt. Er schreibt (1841, S. 395), daß er im Pro- und Mesothorax zwei Paare weißgelbe Säcke, die sich in den Gelenkhäuten mit einer kleinen Gruppe punktförmiger Löcher öffnen, gefunden hat. In diesen Säcken befindet sich die milchigweiße Flüssigkeit, und durch die Löcher wird sie entleert. Spätere Untersucher, die diese Angaben Schiödtes nicht gekannt haben, behaupten, daß die Flüssigkeit nur von einzelligen Drüsen geliefert wird.

Rye (1878, S. 232) teilt mit, daß „water beetles are found in immense numbers during the cold weather in the dry shingly bed of Upper Bramaputra"; sie sezernieren eine Flüssigkeit wie Wallnußsaft, der einen unangenehmen Geruch hat. Die Eingeborenen betrachten die Tiere, die gekocht werden, als eine Delikatesse, und der Geruch der Käfer imprägniert ihre Körper, „to their intense satisfaktion".

Die Fettsubstanzen des Dytiscidenkörpers rührt wahrscheinlich nicht allein von den Firnisdrüsen her. Dierckx (1899, S. 63) hat als der erste, die Analdrüsen, deren Bedeutung Bordas (1899, S. 226) mißdeutet hat, richtig angegeben. Sie sind Fett- oder Öldrüsen, die wohl hauptsächlich dazu dienen, die letzten zwei Rückenschienen einzufetten. Dierckx hat ferner gesehen, wie die Tiere, wenn sie über Wasser sitzen, die Elythren mit den Hinterbeinen reiben; es ist mir leider nicht gelungen dies zu beobachten. Dagegen habe ich oft, wenn die Tiere sich im Wasser befinden, gesehen, wie die Hinterbeine über die Abdominalspitze fahren, und wie dann die Beine weit nach hinten gestreckt gegeneinander gerieben werden. Die Analdrüse der Dytisciden ist der Analdrüse der Vögel biologisch ganz ähnlich.

Außer der Wichtigkeit für das Luftleben worauf wir später zurückkommen, hat das Einfetten des Körpers in erster Instanz die Bedeutung, daß er, wenn er eingeölt sich leichter durch das Wasser bewegt. Es hat für das Tier denselben Zweck, wie das Öl mit dem der Wettschwimmer seinen Körper einreibt. Es spielt aber auch eine Rolle, wenn das Tier in der Oberfläche schwimmt.

Die Zeit die die verschiedenen Dytiscidengenera an der Oberfläche zubringen, ist sehr verschieden. Die meisten Colymbetinen und Agaben hängen im allgemeinen nur ganz kurz da, sie erhaschen die notwendige Luft, und suchen dann wieder abwärts zu kommen. Die Dytiscinae dagegen können sehr lange an der Oberfläche hängen, und

die wichtigsten Lebensfunktionen werden oft hier vollzogen. Die Beute wird oft hängend an der Oberfläche verzehrt, und hier kann auch häufig die Paarung vor sich gehen. Deshalb sieht man nicht selten diese Tiere horizontal in der Oberfläche mit größeren oder kleineren Teilen des Körpers trocken über dem Wasser liegen. Diese horizontale Stellung ist von der schrägen Atmungsstellung völlig verschieden.

In dieser Stellung ist die Ölschicht die den ganzen Dytiscidenkörper bekleidet unerläßlich. Die Dytiscide verhält sich nämlich hier, wie ein nicht benetzbarer Körper, der wie Brocher (1910, S. 9) bemerkt „refoulerait toujours la surface d'eau en bas et serait repoussée par elle en haut". Dadurch wird der Wasserspiegel zur tragenden Kraft; diese Größe wird ferner von der Form des Körpers abhängig. —

Betrachten wir nun die höchst auffälligen Verschiedenheiten in der Gestalt etwas näher. Der Dimorphismus der — teils glatten, teils gefurchten — Dytiscidenweibchen ist eine vielerörterte Frage. Bekanntlich findet man in der Skulptur der Elythren einen sekundären Geschlechtscharakter. Näheres hierüber siehe Sharp (1882, S. 196 bis 203). Die größten Unterschiede trifft man zwischen den Arten des Genus Acilius. Die Elythren sind hier mit vier erhabenen, parallelen, longitudinalen Leisten versehen und die niedrigeren Zwischenräume sind mit braunen, steifen, unverzweigten Haaren bedeckt. Hier wie überall treten diese eigentümlichen Strukturverhältnisse in sehr variabler Weise auf. Die Genera enthalten sowohl Arten, wo die Weibchen gefurcht, als auch solche, wo sie wie Männchen glatt sind.

Ganz besondere Aufmerksamkeit haben die eigentümlichen Verhältnisse bei den Genus Dytiscus erweckt (Preudhomme de Borre 1868, S. 107; 1869, S. 13; Joseph 1870, S. 146; Plateau 1871, S. 205; Darwin 1871, S. 343; Desmarest 1870, S. XLIV; Andrews 1878, S. 126; Camerano 1880, S. 539; Sahlberg 1880, S. 166; Sparre-Schneider (1888, S. 123); Sharp 1882, S. 199; Fiori 1882, S. 274; Everts 1889, S. LXXXV; Rühl 1888, S. 70; Donisthorpe 1895, S. 123; Griffini 1897, S. 114 (?); Regimbart 1905, S. 254). Man findet hier bekanntlich zwei verschiedenartige Weibchen ein glattes und ein gefurchtes; die Art ist also in mehr als zwei Formen gespalten.

Wo eine solche Differenzierung sonst im Tierreich vorkommt, wird sie beinahe immer entweder durch verschiedenartige Entwicklungsgänge erreicht oder ist als Anpassung an starke Abänderungen der Lebensbedingungen, sei es im Ort oder in der Zeit anzusehen. Hier aber hat man es mit Arten zu tun, die sich auf ganz dieselbe Weise fortpflanzen (Landois 1888, S. 36: Rühl 1888, S. 70). Beide legen ihre Eier in leben-

den Pflanzen ab, beide finden sich gleichzeitig und oft in ganz denselben Teichen.[1]) Was das Problem besonders vertieft, ist, daß die zwei Formen der Weibchen bei den verschiedenen Arten in ganz verschiedener Menge vorkommen. Bei D. latissimus kommen nur gefurchte Formen vor, bei D. dimidiatus sind beinahe alle Weibchen gefurcht; man kennt überhaupt nur zwei glatte Individuen (Régimbart 1905, S. 254); circumflexus ist hauptsächlich glatt, lapponicus hauptsächlich gestreift. Mehrmals ist es gelungen Übergangsformen zwischen den zwei Typen zu finden. So hat bei D. marginalis Leprieur (1880, S. CXXX) ein solches Exemplar, wo die Furchen nur $^1/_3$ der Länge der Elythren erreichen, gefunden. Westwood (1843, S. 203) hat eine merkwürdige Monstrosität eines D. marginalis ♂ mit teilweise gefurchten Flügeldecken gehabt. Wenn auch die glatten und die gefurchten Weibchen von D. marginalis beinahe gleich häufig in demselben Teich auftreten können, so scheint es doch Gegenden zu geben, wo bald die eine bald die andere Form die häufigste ist. So hat Preudhomme de Borre (1868, S. 107; 1869, S. 13) behauptet, daß in okzidentalen Europa die glatten selten, die gefurchten allgemeiner, und daß umgekehrt im orientalen Teil die glatten am häufigsten seien. Sharp (siehe P. de Borre 1868, S. 14) hat dieses teilweise bekräftigen können, weil in England die gefurchten viel häufiger sind. Richtiger sind wahrscheinlich die von Sparre-Schneider und Sahlberg angegebenen Mitteilungen, daß im hohem Norden die Weibchen hauptsächlich nur glatt auftreten und daß die gefurchten erst in südlicheren Gegenden vorkommen. Die Auffassung, daß die okzidentalen Formen hauptsächlich gefurcht sein sollen, ist von Joseph (1870, S. 146) bestimmt verneint worden.

Sicher ist es jedenfalls, daß wir in Dänemark in demselben Teich und zu derselben Zeit von D. marginalis sowohl glatte als auch gestreifte Weibchen finden. Der Geschlechtsdimorphismus scheint übrigens nicht allein auf die Furchen der Weibchen beschränkt zu sein. Poppius (1908, S. 52) gibt für Agabus arcticus an, daß hier bei dem Männchen die Klauen der Vorderbeine in der Weise von West nach Ost variieren, daß der Zahn an den Unterseiten am stärksten bei den östlichen Individuen entwickelt ist, während er nicht so scharf auf den westlichen abgesetzt ist. Eine ähnliche Variation läßt sich bei den Weibchen nicht zeigen.

[1]) Eine ähnliche Polymorphie ist anderswo mehrmals beobachtet worden; bei Männchen: Juliden, Orchestia, Tanaiden; bei Weibchen viel seltener, Lepidopteren: Papilio Memnon siehe de Meyer, Zeitschr. f. indukt. Abstammungslehre 1910.

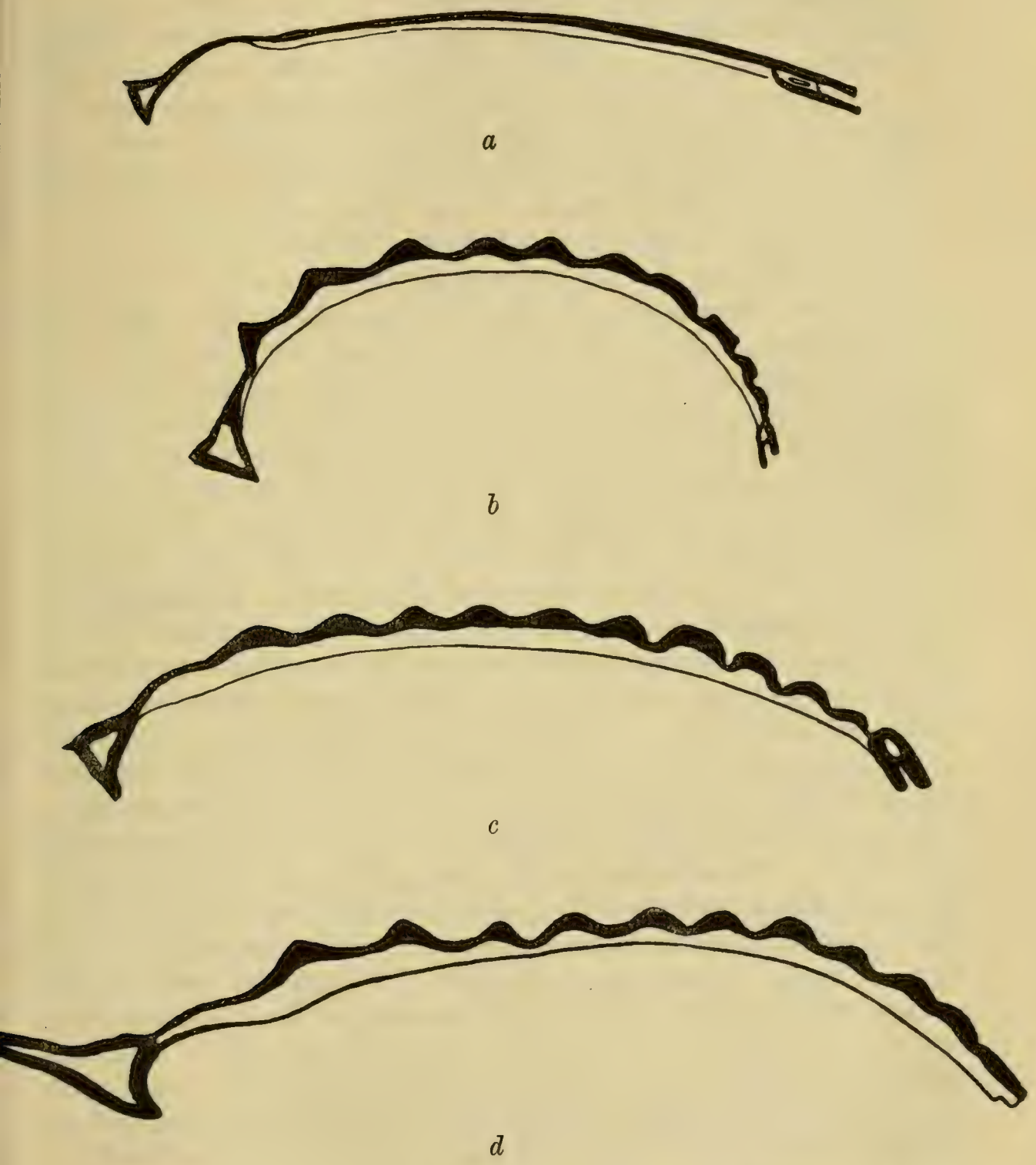
Theoretisch ist über die Sache sehr viel gearbeitet worden. Bekanntlich meinte Darwin, die Furchung der Weibchen sei erworben worden, damit die Männchen sie leichter fassen konnten und die Möglichkeit für Paarung dadurch größer wurde. Régimbart und viele andere haben diese Auffassung endgültig entkräftet; es hat sich gezeigt, daß die Tarsen des Männchens beinahe gar nicht die Furchen berühren. Plateau (1871, S. 205) hat gemeint, daß die Furchen dadurch Bedeutung bekamen, weil sie sollten „faciliter au male l'action de grimper sur le dos". Auch diese Auffassung ist sicherlich unrichtig (siehe oben). Man hat dann, weil die Dytisciden von den ähnlich skulptierten Laubkäfern abstammen, gemeint, die Furchen und Rippen repräsentierten Erbstücke, eine Erinnerung an das Leben als Landtiere. Weil es sich aber gezeigt hat, daß diese Skulptur gleichzeitig mit den Furchen auftritt und diesen überhaupt gar nicht folgt, muß auch diese Auffassung aufgegeben werden.

Die besten Kenner der Gruppe (Sharp 1882, S. 201) glauben eher, daß die stärkere oder geringere Streifung der Weibchen mit Klimaverhältnissen verbunden ist und behaupten, daß die Furchen am stärksten in der nördlichen und temperierten Zone hervortreten.

Ich habe mir von dem Phänomen eine ganz andere Auffassung gebildet. Gemein für alle die gefurchten Weibchen ist, daß die äußersten Furchen immer die breitesten sind, und daß von den Kielen immer die äußersten die höchsten sind; ferner daß die inneren gerade und parallel mit der Naht laufen, die äußeren bogenförmig und parallel mit dem Außenrand der Elythren sind. Daraus folgt, daß die Zwischenräume zwischen den äußeren Kielen in der Mitte größer sind als an den Enden. Die äußere Kante der Elythren ist oft flügelförmig ausgezogen, am stärksten bei dem großen D. latissimus, wo sie eine flügelförmige Leiste bildet (daher der deutsche Name Breitrand) (Taf. VI, Fig. 35; Textfigur 1a—d); die nächstgrößte Art D. dimidiatus hat etwas ähnliches.

Zum Verständnis des eigentümlichen Baus der Flügeldecken dient die folgende Überlegung. Während Öl auf einer glatten, schräg abfallenden Fläche sofort abfließt, sammelt es sich in gefurchten notwendigerweise vorher erst an. Ich sehe deshalb die Furchen als Ölkanäle an, die ein sofortiges Abfließen des Öles vom Körper verhindern. Dohrn hat bemerkt, daß die Furchen auf alten Stücken ölig werden. Er hat ferner (1882, S. 470 und 1883, S. 129) gezeigt, daß die Furchen

2, 3, 4 auf D. latissimus neben der Naht ganz oder zum Teil infolge einer Behaarung rotgelb sind.



Textfig. 1*a—d*. Querschnitte durch die Elythren, *a* eines glatten Weibchens, *b* eines gefurchten von Dytiscus marginalis, *c* eines gefurchten von D. dimidiatus, *d* von dem Weibchen von D. latissimus.

Die Kiele zwischen den Furchen haben eine ganz andere Bedeutung. Beobachtet man ein in der Oberfläche ruhendes, horizontal liegendes, glattes Weibchen von D. marginalis, so sieht man, daß der Rücken kalottenförmig über das Wasser gehoben ist; bald ist der in die Luft hineinragende Teil naß, bald, und besonders wenn das Tier früher trocken gelegen hat, vollkommen trocken. Das Wasser umkreist den Körper in einer Ellipse, und solang er unbenetzt ist „refoule", wie Brocher sagt, „la surface d'eau en bas et serait repoussé par elle en haut". Anderseits ist es ganz klar, daß der Körper von der Tension der Oberfläche nicht direkt oder nur in sehr bescheidener Weise Gebrauch machen kann; die Wasseroberfläche kann an keiner hervorspringenden Ecke oder Leiste etc. angreifen. Beobachtet man mit einer Lupe die Ellipse, dann sieht man, daß sie keine Vorsprünge besitzt (Taf. VI, Fig. 34a), sie ist so glatt, wie die Figur zeigt. Einen ganz anderen Eindruck bekommt man, wenn man ein gefurchtes an der Oberfläche ruhendes, horizontal liegendes Weibchen von D. marginalis beobachtet. Der über dem Wasserspiegel liegende Teil ist nicht regelmäßig elliptisch, und das Zentrum der Ellipse fällt nicht mit dem des Tieres zusammen. Bald ist der vordere Teil (Prothorax und die halben Elythren), bald der hintere Teil derselben, bald hauptsächlich nur die linke oder nur die rechte Seite über dem Wasser (Taf. VI, Fig. 34b-d). Man sieht ferner, daß die Wasseroberfläche sich an die Rippen anlehnt und dies in der Weise, daß der Rand des Wassers gezackt oder kreneliert ist. Das Wasser folgt z. B. ein Stück der äußersten Rippe, geht über die nächste Furche, folgt dann einem Stück der nächsten usw. Dadurch, daß die Rippen sich an die Oberfläche anschmiegen, helfen sie die Oberflächenspannung vergrößern und somit den Körper tragen. Wie hoch der Körper sich über die Oberfläche wölbt, ist von der Luftfüllung des Dorsalraums abhängig: ist die Luftfüllung groß und der Körper leicht, ist die Kalotte über dem Wasser groß, der Körper ruht dann häuptsächlich auf den äußersten Rippen; ist die Luftfüllung klein und der Körper schwer, ragt nur wenig von ihm empor und die inneren Rippen werden dann gebraucht. Hat das Tier lange trocken gelegen, ruht es mit seiner ganzen Unterseite auf der Oberfläche, man sieht dann deutlich, wie die Ränder der Elythren auf der Oberfläche ruhen und diese sich einwärts gegen die Ränder krümmt. Ganz automatisch, dem verschiedenen Füllungsgrad des Dorsalraums entsprechend werden bald die äußeren, bald die inneren Rippen gegen die Oberfläche gepreßt. —

Wenn wir das Vorhandensein der Furchen bei den verschiedenen Arten beobachten, sehen wir, daß die längsten und tiefsten immer bei

den größten Arten (D. latissimus und D. dimidiatus) auftreten, ferner daß bei diesen großen Arten überhaupt nur oder ganz überwiegend gefurchte Weibchen vorkommen; nur bei den kleineren finden sich auch glatte. Also: die größten und mit den schwersten Chitinpanzern ausgerüsteten Arten sind auch die am meisten gerippten. Von diesen sind nun ferner auch nur die Weibchen, d. h. die, welche in der langen Eiablageperiode besonders schwer sind, gefurcht.

Wenn man ein Weibchen von Dytiscus latissimus, dessen Eierstöcke von Eiern strotzen, an der Oberfläche hängen sieht, kann man sich nur wundern, daß ein so schweres, mit einem so dicken und schweren Chitinpanzer bedecktes, aller Wahrscheinlichkeit nach unterkompensiertes Tier wirklich imstande ist, von der Oberfläche getragen zu werden. Meines Wissens gehört auch Dytiscus latissimus unter den Insekten zu den größten Tieren, welche die Oberflächenspannung als Tragkraft brauchen. Dafür benutzt aber auch das Tier hierzu sehr verschiedene Mittel. Die Furchen werden tiefer und länger als bei allen den übrigen Arten; die Leisten sind am stärksten entwickelt, der Körper ist breiter, die Elythren sind zu breiten flügelförmigen Rändern ausgezogen, womit die Oberfläche und mit ihr der Querschnittwiderstand vergrößert wird.

Soweit ich sehen kann, hat man es bei diesen verschiedenen Strukturverhältnissen mit Mitteln zu tun, die alle denselben Zweck erstreben: den Sinkvorgängen, solange das Tier an der Oberfläche hängt, entgegenzuarbeiten; ganz besonders ist das Auftreten gefurchter Weibchen bei den Dytisciden in dieser Weise zu erklären.

Was meine Auffassung, die sicherlich im ersten Augenblick den meisten fremd sein wird, stützt, ist auch folgendes. In Aquarien nehmen die glatten Weibchen viel seltener die horizontale Stellung in der Oberfläche ein als die gefurchten, und diese liegen viel öfter trocken. Hat man ein gefurchtes Weibchen ein paar Tage trocken gehalten, legt es auf das Wasser und beunruhigt es dann mit einer Nadel, so zeigt es sich, daß es an der Oberfläche sozusagen angeleimt ist; es versucht niederzuschwimmen, kann sich aber von der Oberfläche nicht losmachen.

Das alte Problem des Dimorphismus der Dytiscidenweibchen ist freilich damit bei weitem nicht endgültig gelöst. Doch glaube ich, daß es eher durch die hier diskutierten Gesichtspunkte als durch die älteren, mit denen es gar keine reale Berührung hat, begreiflich wird. Selbst wenn die zwei Formen der Weibchen sich gleichzeitig an demselben Fleck vorfinden, ist es doch eine Frage, ob die gefurchten in der Ei-

ablageperiode nicht imstande sind, sich mehr von den Pflanzen zu emanzipieren und frei an der Oberfläche zu schwimmen. Ist es ferner auch nicht so, daß die gefurchten mehr den felsigen pflanzenleeren Teichen angehören und daß hier die glatten seltener sind? Untersuchungen, die ich nicht hier im Lande anstellen kann, müssen hierüber entscheiden. Geben Eier von gefurchten oder von glatten Weibchen nur gefurchte oder nur glatte Weibchen, oder beide? Hierüber wissen wir auch nichts. Wir werden übrigens noch einmal und in einem anderen Zusammenhang auf die Leisten und Furchen der gefurchten Weibchen und auf die Bedeutung der Ölproduktion der Dytisciden zurückkommen.

V. Das Luftleben der Dytisciden.

a) Allgemeine Bemerkungen; die Umstellung des Tracheensystems.

Will man die eigentümliche Organisation der Dytisciden verstehen, muß man bedenken, daß sie mehr als die meisten anderen Wasserinsekten als Imagines gleichzeitig Lufttiere sind. Über das Luftleben liegen zahlreiche Beobachtungen vor.

Mehrmals hat man massenhafte Flüge von Wasserkäfern beobachtet. So berichtet Murtfeld (1882, S. 600) über „showers of water beetles“ und daß ein Becher nach einem Regen zwei D. fasciventris enthielt, welche, wie er behauptet, niedergeregnet waren. Rye (1878, S. 232) gibt an, daß „water beetles are found in immense numbers during the cold weather in the dry shingly bed of Upper Bramaputra.“ Daß sie wirklich sehr lange fliegen können, dafür bürgen die Beobachtungen von Haase (1878, S. 25), der einen Dytiscus in der Mitte der Nordsee angetroffen hat. Auf diesen langen Reisen können die Tiere sehr wohl als Verbreiter kleinerer Tiere und Pflanzen Bedeutung haben. J. Darwin 1882, S. 69, hat Muscheln auf Dytisciden gefunden, Scholz Ancylus auf Dytiscus marginalis. Migula (1888, S. 514) erwähnt die Dytisciden als Verbreiter der Algen.

Was die Tiere auf ihren Reisen suchen, sind sicherlich Teiche mit reichlicherer Nahrung, vielleicht auch bessere Brutstätten. Wenn sie auf ihrem Fluge Wasser suchen, werden sie oft von wasserähnlichen Flächen wie die Spiegelglasflächen von Treibhäusern und mondbeschienene Fenster angezogen. So berichtet Raspail (1881, S. 202), wie verschiedene Wasserkäfer, Hydroporus cinereus, Acilius sulcatus, die alle wenigstens 5 km geflogen sein mußten und noch 7 km zu fliegen hatten,

auf die sonnenbeschienenen Fenster niederschlugen, indem sie diese für Wasserflächen hielten. Ganz gleichartige Beobachtungen haben O. Meissner (1907), MacDonald (1884, S. 263), Frost (1884, S. 286), Fowler (1883, S. 286), und Westwood (1842, Vol. I, S. 103) für D. marginalis, Acilius und Halipliden gemacht.

Eines Abends flogen mehrere große Dytisciden in meinem Aquariumzimmer umher; es war ganz merkwürdig zu sehen, wie die Tiere, wenn sie sich im Fluge über den Aquarien befanden, immer wußten sich in diese niederzustürzen. Wurde dann in demselben Augenblick, wo ich den Schlag auf die Wasseroberfläche hörte, das elektrische Licht eingeschaltet, sah ich die Tiere schnell und unruhig in den Aquarien herumstürzen.

Es sind ganz besonders die Frühsommerabende, an denen die Dytisciden herumfliegen. Das Phänomen scheint im Süden viel größere Dimensionen anzunehmen als bei uns. Griffini (1896, S. 1) hebt hervor, daß die Tiere „sont disposées spontanement à l'heure où le soleil se couche et surtout au moment de la tombée du crepuscule à sortir de l'eau pour voler". Am Tage sind sie Wassertiere, des nachts in viel höherem Grade Lufttiere. Diese Darstellung paßt jedoch sicherlich nicht auf unsere Breiten. Schiödte (1841, S. 402) schreibt, daß die Tiere nur wenige Tage imstande sind außerhalb ihres Elements zu leben und nur selten ein Wasser verlassen, um nach einem andern zu fliegen. Im Frühjahr und Herbst findet dies meistens am Tage, im Sommer in späten Abendstunden statt. Diese Darstellung stimmt im großen und ganzen mit den Angaben Reuss' (1906, S. 263) für Deutschland und mit meinen eigenen Beobachtungen überein. Nur selten habe ich des abends die großen Dytisciden um die Teiche und Seen fliegen sehen.

Auch stimmen die entomologischen Sammler sicherlich mit mir darin überein, daß unsere seltenen Dytisciden jahraus jahrein oft in demselben Teich zu finden sind. Andererseits kommt es gewiß auch vor, daß Gewässer, für die früher eben bestimmte Arten charakteristisch waren, ein anderes Jahr diese nicht beherbergen. Phänomene dieser Art entstehen aber besonders dann, wenn solche Gewässer nahe am Trockenwerden sind.

Schuster (1905, S. 48) gibt an, daß Wasserkäfer gegen Abend im Bassin an der Wasseroberfläche hängen und bis zum Einbruch tiefer Dunkelheit teils in dieser Stellung verbleiben, teils ab und zu fliegen.

In heißen Sommern, wenn viele Teiche austrocknen, findet man zahlreiche Individuen von Acilien, Dytiscusarten, Ilybien, Agaben im heißen Sonnenschein auf den Gräsern und Cyperaceen austrocknen-

der Teiche sitzen. Wenn man sich nähert, stürzen sie blitzschnell ins Wasser nieder. Ganz dieselbe Beobachtung gibt auch Camerano (1872, S. 265) an. „Frequently a dozen of the beetles may be seen close to each other; the plant bending over with the weight of their bodies and swaying to and fro with the breeze.“ Es sind Tiere, die die Nacht abwarten, um neue Wohnorte zu suchen.

Die Vorbereitung zum Fluge ist oft studiert worden. Schiödte (1841, S. 405), Griffini bei Dytiscus und Cybister (1896, S. 1), Isenschmied (1876, S. 121), Brischke (1874, S. 4), Laker bei Acilius (1879, S. 21), Gardner (1887, S. 24), Parfitt (Zoologist, V. 20) für Agabus bipunctatus. Sie stimmen alle darin überein, daß die Tiere aus dem Wasser auf Gräser etc. emporkriechen. Der Körper ist in demselben Moment, wo er auftaucht, vollkommen trocken, perlend fließt das Wasser ab; die erste Bedingung für das Fliegen, daß der Körper und besonders die Unterflügel ganz trocken sind, ist, obgleich das Tier aus dem Wasser auftaucht, wegen des allgemeinen Einfettens mit Öl erfüllt.

Wollen die Tiere fliegen, richten sie sich auf dem zweiten beinahe lotrecht gehaltenen Beinpaar auf; die Deckflügel werden schwach gespreizt, dann hört man einen summenden Ton, der von einem tiefen in einen höheren übergeht. Das Summen dauert einige Minuten, dann hört es plötzlich auf und das Tier fliegt davon. Solange es fliegt, hört man einen summenden Ton. Ehe es seine Flügelstellung einnimmt, entleert es seinen Blindsack. Während es summt, vibriert das ganze Tier. Die Vorbereitungen zu der Luftreise dauern bei den großen Dytisciden mehrere Minuten, bei den kleineren nur ganz kurze Zeit. Die beste Schilderung des Aktes findet man bei Griffini, dessen Beobachtungen ich bestätigen kann. Die allermeisten Beobachter haben die Tiere nur summend in der Luft gehört, Frisch (laut Westwood, vol. I, S. 103) auch im Wasser. Die meisten scheinen aber übersehen zu haben, daß die Tiere, solange sie summen, die Kniee der Flügel unter den Deckflügeln hervorstrecken, sie sind in einer vibrierenden Bewegung. Nur Laker (1879, S. 21) hat dieses gesehen. Griffini meint, daß es von den Unterflügeln herrührt.

Während des Summens werden wahrscheinlich das Tracheensystem und ganz besonders die großen Luftsäcke in Meso- und Metathorax mit Luft gefüllt; es ist wohl möglich, daß das Summen auch von der Vibration der Spirakulen herrührt, besonders von dem ersten Paare. Das erste Paar hat Alt (1909, S. 793) nicht mit Unrecht mit Schornsteinen verglichen, die wahrscheinlich während des Fluges vorwärts

gerichtet sind. Solange das Tier sich im Wasser befindet, haben sie vermeintlich gar keine Bedeutung; sie können eingefettet werden, ohne daß die Tiere im Wasser irgendwelchen Schaden leiden (Brocher 1911, S. 5).

Die summenden Töne sind ganz verschieden von den durch die Stridulationsorgane der Dytisciden hervorgebrachten. Diese werden hauptsächlich durch das Reiben des Hinterleibes gegen eine stark gerippte Leiste nahe am Nahtrande der Flügeldecken hervorgebracht. Das Organ ist am kompliziertesten bei Pelobius gebaut. (Siehe Schiödte 1841, S. 412, Reeker 1892, S. 105, Wendisch-Buchholz 1908, S. 32). Andere Stridulationsorgane sind vielleicht das von Crotsch (1872, S. 398) bei Cybister beschriebene. Es besteht aus 3—5 hohen Leisten, an welchen eine Leiste auf der Unterseite der Hinterschenkel gerieben wird. Bei Colymbetes (Gahan 1900, S. 433) findet man „a series of short longitudinal or oblique ridges placed close to the hind border on each side of the second ventral segment of the abdomen". Power (1866, S. 79) behauptet: "that some males of Ilybius have a series of longitudinal plicae on the lower surface of the abdomen the female a notsch and ridges on its last segment." Besonders Pelobius soll sehr hoch pfeifen können. Reecker hat auch Dytiscus, Acilius sulcatus und Hydaticus pfeifen gehört. Merkwürdigerweise habe ich, trotzdem ich die Tiere zu Hunderten in den Aquarien gehabt und so viel mit den lebenden Tieren manipuliert habe, nie einen pfeifenden Dytiscus gehört.

Wir haben gesehen, daß die Tiere, um die schwimmende Bewegung in dem Wasser mit der fliegenden in der Luft umzutauschen, immer einige Minuten brauchen. In diesen Minuten findet unzweifelhaft eine Füllung des Tracheensystems statt. Wie verhalten sie sich nun, wenn sie die Luft mit dem Wasser vertauschen? Hält man eine Dytiscide einige Tage trocken, ist sie in den Zimmern herumgeflogen und wird nun vorsichtig auf die Wasseroberfläche gelegt, dann kann man die sonderbare Beobachtung anstellen, daß es dem Tiere nicht möglich ist, sich von der Anziehung der Oberfläche zu befreien; es ist zu leicht, die Füllung seines Tracheensystems mit Luft ist zu groß und der Blindsack entleert. Stundenlang kann das Tier wie die Gyrinen auf der Oberfläche umherkriechen. Wird es ins Wasser gestoßen, schwimmt es eine kurze Zeit umher, steigt dann aber wieder an die Oberfläche und liegt beinahe ganz über dem Wasser. Gleichzeitig beobachtet man, daß das Wasser, worin solche Tiere leben, immer ölartig irrisierend wird. Dies rührt nicht davon her, daß sie den Inhalt des Coecums entleeren; dieser schwärzt das Wasser und bewirkt daß es übel riecht, verleiht ihm

aber nicht ein ölartiges Aussehen; von diesen Beobachtungen ausgehend vermute ich, daß zuerst eine allgemeine Einfettung des Körpers, wenn das Tier das Luftleben mit Wasserleben umtauscht, notwendig ist.

Bekanntlich sind die Furchen von Acilius mit Haaren bekleidet; ganz fehlen sie übrigens nicht in den Furchen von den Dytiscusarten. Wozu dienen diese Haare? Hält man Acilius einige Tage im Trocknen und legt ihn dann vorsichtig auf die Oberfläche des Wassers, sieht man die bekannte milchige Flüssigkeit aus dem Prothorax treten. Sie fließt aus und folgt besonders den haarbekleideten Furchen, die nun, wenn das Tier untergetaucht wird, silberglänzend schimmern. Gleichzeitig wird die ganze Oberfläche des Wassers rings um das Tier ölartig irrisierend; sein Aussehen ist ein ganz anderes, es ist nun nicht braun, sondern grau, es ist sehr stark überkompensiert, steigt, sobald es zu schwimmen aufhört, aufwärts und ruht dann mit der ganzen Rückenseite horizontal oberhalb der Wasseroberfläche; der Rücken ist ganz trocken, die Haare im Augenblick hydrofug. In einer Viertelstunde oder ein wenig mehr haften größere oder kleinere Luftmengen in den Furchen; dann verschwinden sie wieder und indem das Tier sich an das Leben im Wasser gewöhnt werden die Haare wieder benetzbar.[1])

Was ich hier gesehen und geschildert habe sind gewiß lauter „Aquarienbeobachtungen". Ich glaube, daß wir es hier mit extremen Zufällen, die nur selten in der Natur eintreffen, zu tun haben. Wie sind sie zu verstehen? Wir werden uns nun wieder in die Natur hinaus begeben. Besonders an schönen Herbsttagen habe ich Gelegenheit gehabt zu sehen, wie die Acilien in den großen Mooren nahe am Gripwalde herum flogen. Aus dem Walde kommend steuerten sie auf die kleinen in der Sonne glitzernden Moorgewässer zu, kreuzten über ihnen und stürzten sich dann momentan ins Wasser. Hier verschwanden sie einige Sekunden, kamen wieder zum Vorschein und lagen dann immer einige Minuten atmend in der Oberfläche. Die Auffassung, daß das Tier zu dem Leben in der Luft und dem Leben im Wasser nicht

---

[1]) Es scheint als ob Fette oder Ölstoffe für Tiere die in irgendwelcher Weise ihr Leben auf der Oberfläche des Süßwassers zubringen, eine größere Rolle spielen als man früher vermutete. So berichtet Bruyant (1905, S. 100) und (1909, S. 165) folgendes über die Stenusarten: „Ils expulsent par l'extremité anale une substance dont le contact avec la surface de l'eau produit une réaction qui les chasse trés-vivement en avant. L'explication . . . reside pour nous dans les variations brusques de tension superficielle que provoque sur l'eau la substance expulsive par l'animal." Über Dianous coerulescens berichtet H. J. Norman (1910, S. 4; S. 379), daß das Tier „can skim at a most remarkable speed". Nähere Berichte liegen noch nicht vor.

dieselben Teile seines Tracheensystems oder jedenfalls nicht auf dieselbe Weise braucht, ist wohlbegründet. Das Tier muß sich aufpumpen ehe es fliegt; besondere Spirakel (das erste Paar) sind nur für das Luftleben eingerichtet; die Füllung des Tracheensystems in der Luft und das Ausatmen ist mit Geräuschen verbunden, in dem Wasser geräuschlos.

Um den Apparat in der Luft zum Fluge gebrauchen zu können, muß das Tier sich einige Minuten vorbereiten. Eine ähnliche Umschaltung des Tracheensystems, eine andere Einstellung, die vielleicht auch Zeit in Anspruch nehmen dürfte, ist vermutlich auch notwendig, wenn das Tier das Luftleben mit dem Leben im Wasser plötzlich vertauscht. Hier denke ich mir, daß ein Apparat wie die Leisten der Dytiscusweibchen und die Haare der Furchen der Acilien, die die Bildung von Luftkanälen bedingen, selbst wenn die Tiere, beim Aufschlagen auf das Wasser meistens überkompensiert sind, doch dazu beitragen können, den Körper in der Oberfläche zu halten und in der Weise von Bedeutung sind, daß sie, bis das Tracheensystem an das Wasserleben angepaßt ist, das Tier an der Oberfläche halten.

b) Die Sprungbewegungen.

Wir wollen noch einige eigentümliche Strukturverhältnisse, die unzweifelhaft mehr oder weniger mit dem Leben auf dem Lande zusammenhängen, erwähnen. Besonders die Hinterbeine sind mit zwei kräftigen Dornen ausgestattet; diese sind häufig gleich groß, bei Cybister aber ist der eine viel größer als der andere. Bei Laccophilus sind sie sehr stark mit abgestumpfter, gespalteter Spitze versehen. Ferner ist die untere Kante oft mit einer Reihe von kräftigen Dornen ausgestattet; sie bekleiden besonders die Tarsalglieder, auf jedem Glied sind die ersten die kleinsten, die äußersten die größten. Soviel mir bekannt ist, fehlten diese Randdornen an der unteren Kante der Hinterbeine der Dytisciden nie; sie sind nur wenig berücksichtigt worden, weil sie, solange die Tiere schwimmen, von den Schwimmhaaren verborgen sind (Taf. VII, Fig. 36a—b). Bei Laccophilus werden die vier ersten Tarsalglieder lappenförmig erweitert (Taf. VII, Fig. 37), und diese Lappen sind ein wenig beweglich. Der äußere Rand ist ferner mit einem schönen Kamm von Dornen versehen; die vier ersten Glieder tragen ferner zwei starke Dornen. Gleichzeitig sind bekanntlich die Schienen und Tarsalglieder mit Schwimmhaaren besetzt, bald ist sowohl der obere als der untere Rand mit solchen bekleidet, doch fehlen dem unteren Rand gewöhnlich bei den Weibchen entweder auf den Schienen oder auf den

letzten Tarsalgliedern Schwimmhaare (siehe hierüber Schiödte 1841, S. 379). Wenn die Tiere sich ruhig verhalten oder oberhalb des Wassers sich befinden, ist die obere Franse von Schwimmhaaren dem Rand einfach angedrückt, die untere dagegen ist abwärts geschlagen (wie Fig. 36b zeigt). Während die großen Spornen der Schienen und der Dornbesatz der unteren Kante der Tarsalglieder im Wasser keine Rolle spielen, sind sie auf dem Lande von der größten Bedeutung.

Je mehr die Beine als Schwimmbeine gebraucht werden, um so weniger können sie gleichzeitig als Kriechbeine dienen. Sehr interessant ist es nun zu sehen, daß wir den ganzen Dornbesatz der Hinterbeine immer bei den höchst entwickelten Formen, also bei denen, welche am meisten an das Wasserleben angepaßt sind, am stärksten entwickelt finden (Acilius, Cybister, Laccophilus, Dytiscus), viel weniger bei den Colymbetinen. Man bekommt ganz den Eindruck, daß die Hinterbeine, gleichzeitig damit, daß sie als Schwimmbeine umgestaltet werden, und dadurch ihre Bedeutung für das Leben auf dem Lande verlieren, in der kräftigen Entwicklung der Sporen und in dem Dornbesatz der Tarsalglieder eine Kompensation bekommen, wodurch es eben für die höchst entwickelten Formen möglich wird, die Hinterbeine auf dem Lande zu gebrauchen.

Allerdings können sie nicht bewirken, daß die Hinterbeine als Gangbeine gebraucht werden, sie werden dagegen zu Sprungbeinen umgeändert.

Merkwürdigerweise hat man bisher nur wenig die Dytisciden, wenn sie sich auf dem Lande aufhalten, als springende Tiere aufgefaßt. Besonders die Hydaticiden, Acilien und Laccophilen sind tüchtige Springer. Oft, wenn ich die Acilien beim Eierlegen überraschte und sie erhaschen wollte, stürzten sie sich in zwei bis drei eiligen Sprüngen kopfüber ins Wasser. Setzt man einen Laccophilus auf den Tisch und läßt ihn trocknen, so läuft er zuerst schnell eine Strecke, richtet sich dann schräg aufwärts, so daß er sich mit dem hinteren Ende auf den Tisch stützt, dann springt er plötzlich oft ca. 5—6 cm hoch in die Luft und fällt wieder in einem Abstand von 10—15 cm vom Ausgangspunkt nieder. Falls ich Schiödte (1841, S. 405) richtig verstanden habe, hat er dieses gesehen. Außerdem sagen Needham und Williamson (1907, S. 481): „It is not an uncommon thing to see at the pond a Laccophilus suddenly emerge from some track floating on the surface and instantly spring into the air using its wings as well as its legs and then drop on the water and disappear instantly beneath it.“ Die Tiere brauchen sicherlich die Tibialdornen als Springdornen, gleichzeitig

drücken sie die breiten Tarsalglieder an den Boden, und indem sie plötzlich loslassen und gleichzeitig die Flügel brauchen, fahren sie aufwärts.

Ganz besonders für die Formen, deren Körperform dem Leben im Wasser angepaßt ist, also solche mit flacher Rückenseite, Acilius, Graphoderes, Dytiscus, Cybister, haben die Spornen und Dornen der Hinterbeine noch eine andere sehr wichtige Funktion. Nicht selten kommen diese Tiere auf den Rücken zu liegen. Werden sie auf eine Glasplatte in der Rückenlage gelegt, können sie sich, z. B. der große D. dimidiatus oder Cybister, nicht mehr umkehren. Die Tiere arbeiten besonders mit den Hinterbeinen; alles was sie aber erreichen ist, daß sie in unglaublicher Eile auf demselben Fleck rotieren. Hilft man ihnen nicht, sterben sie in der Rückenlage. Schon auf einem Tisch geht es viel besser; sie stemmen die Seite der Tarsen und besonders den dornbesetzten Rand gegen die Unterlage, liegen ein paar Sekunden ruhig und werfen sich dann hoch in die Luft; früher oder später trifft es sich dann, daß sie auf die Bauchseite niederfallen. Es gelingt am leichtesten den Agaben, Ilybien und Acilien, viel schwerer den Dytiscusarten; den Cybistern scheint es beinahe unmöglich zu sein. Daß die Tiere wirklich mit den Hinterbeinen springen, kann man daraus sehen, daß sie, sobald man die Hinterbeine amputiert, nicht mehr imstande sind, sich zu wenden.

Wer die Dytisciden und besonders die Acilien in der Rückenlage springend gesehen hat, und ferner wie sie sich im Sprunge umkehren, wird staunen, wenn er bedenkt, daß diese heftige Bewegung allein durch die Hinterbeine ausgeführt wird. Man kann sich nicht recht vorstellen, daß die Tiere in diesen die nötige Steifheit finden. Es scheint (1841, S. 405) als ob Schiödte gemeint hat, daß sie in dieser Stellung die Flügel brauchen, was ich nie bemerkt habe. Andererseits möchte ich gern auf den bei den Dytisciden immer langen und starken Dorn auf dem Hinterende des Prosternum aufmerksam machen. Dieser Dorn paßt in eine Grube zwischen den Mittelbeinen. Man findet oft angegeben, daß dieses merkwürdig stark entwickelte Organ darauf eingerichtet ist, die zwei großen Körperabschnitte Prothorax und Abdomen mit Meso- und Metathorax sozusagen zu einem einzelnen Stück zusammenzuschweißen. Dies sollte für eine leichte Beweglichkeit im Wasser besonders Sorge tragen. Betrachtet man aber die schwimmenden Dytisciden, besonders die Dytiscusarten, so sieht man, daß der Dorn beinahe immer frei ins Wasser ragt und, wenn ich recht gesehen habe, nie in der Grube zwischen den Mittelbeinen liegt. Die obengenannte Auffassung ist also

entschieden unrichtig. Ferner fühlt man, wenn man den Dorn durch Auf- und Niederbewegen des Prothorax in die Grube drückt, ehe der Dorn ganz eingedrückt ist, einen deutlichen Widerstand. Daß man es hier mit einem Organ zu tun hat, das eine merkwürdige Ähnlichkeit mit dem Sprungapparat der Elateriden hat, ist unzweifelhaft. Deswegen habe ich lange und oft die sich in Rückenlage befindenden Tiere beobachtet. Ich hatte gehofft, zu sehen, daß Prothorax und Mesothorax in den Sekunden, die das Tier vor dem Sprunge ruhig liegt, einen stumpfen Winkel bilden würden. Dies war aber nie der Fall. Immerhin scheint es mir nicht ganz ausgeschlossen zu sein, daß der Prothorax trotz alledem beim Springen aus der Rückenlage von Bedeutung ist.

Kapitel III. Über die Respiration der Dytisciden.

Die allgemeine Auffassung der Respiration der Dytisciden. — Kritik. — I. Die Respiration der Imagines. Bau der Lufthöhle: a) Die Respiration im Sommer. Expiration. Inspiration. Allgemeine Resultate. Die Auffassungen Faivres, Plateaus und Brochers. Ein wenig über das Tracheensystem der Dytisciden. b) Die Respiration im Winter unter dem Eise. Die Bedeutung der Sauerstoffproduktion der grünen Pflanzen; Oxydation der Luftmasse der Lufthöhle. — II. Die Respiration der Larven.

In seinem Handbuch „Les Insectes“ 1904 drückt Henneguy (S. 103) sich über die Atmung der Wasserkäfer folgendermaßen aus: „Les Coléoptères aquatiques emportent généralement sous l'eau une provision d'air sous forme d'une couche étendue entre les élytres et le dos où retenue sur la face ventrale par un revêtement de poils fins; c'est dans cette couche d'air que souvrent les stigmates et l'animal respire alors comme il le ferait à l'air libre“. Diese Darstellung findet man auch in anderen Handbüchern (Miall, Sharp u. a.). Wie Brocher (1911, S. 13) hervorhebt, darf sie als die gebräuchlichste Auffassung gelten. (Siehe auch Griffini 1895, S. 1, Plateau 1884, S. 51). Sie wird ferner durch die Darstellung Du Bois-Reymonds (1898, S. 378) gestützt. Dieser Autor kommt, falls ich ihn recht verstanden habe, zu dem merkwürdigen Hauptresultat: Es ist dem Käfer unmöglich, an der Oberfläche mit den Tracheen zu atmen, sondern er ist auf die Luft unter seinen Flügeldecken angewiesen. Die Bedingung für die respiratorische Ausnutzung dieser Luftmenge liegt erstens darin, daß der Raum unter den Flügeldecken vollständig abgeschlossen wird, und zweitens darin, daß es dem Tiere möglich ist, in diesem Hohlraum eine Luftverdünnung herbeizuführen. Beide Bedingungen glaubt Du Bois-Reymonds teils

anatomisch, teils durch Beobachtungen an lebenden Tieren beweisen zu können.

Eine Verallgemeinerung dieser Ansicht über die Respiration ist mir immer sehr wenig glaubhaft, ja eigentlich unbegreiflich erschienen. Erstens ist es von vielen Beobachtern bekräftigt worden, daß die Tiere im Sommerhalbjahr nicht sterben, selbst wenn sie stunden- bis tagelang von der Oberfläche abgesperrt werden. Viele haben sie im Winter unter dem Eise schwimmend gesehen, und daß sie hier überwintern, ist zum mindesten höchst wahrscheinlich. Zweitens gibt W. Müller nach Du Bois-Reymons (1898, S. 378) an, daß ein einziger Käfer in 72 Stunden den Sauerstoffgehalt von über 50 ccm Luft vollständig verzehrt. Darnach dürfte die Luftmenge unter den Flügeldecken wenn sie nicht erneuert werden kann, kaum größere Bedeutung für die Respiration haben. Denn die 1—2 ccm Luft, die ein Dytiscus höchstens mit sich führen kann, muß ja zum mindesten im Sommerhalbjahr in ca. einer Stunde vollständig aufgebraucht sein. Höchstens vermag sie vielleicht den Aufenthalt des Käfers im Wasser ein wenig zu verlängern.

Du Bois-Reymons hat versucht, den Mechanismus zu erklären, der es dem Tier ermöglicht, Luft in den Elythralraum einzuziehen. Er meint, daß die Rückenmuskulatur durch Zusammenziehung den Inhalt der Leibeshöhle an einzelnen Stellen wegdrücken kann, ferner daß die letzten Segmente des Abdomens so eingerichtet und eingestellt werden können, daß ein spaltenförmiger Eingang zum Rückenraum sich bildet. „Diese Bewegung scheint alle Momente, die für den Schluck notwendig sind, in sich zu schließen". Ich muß leider gestehen, daß ich den ganz eigentümlichen Mechanismus, der „den Schluck" bedingen soll, nicht begreifen kann. Ferner weiß man gar nicht, ob die Luft, wenn das Tier an der Oberfläche atmet, in den Hohlraum oder direkt durch die zwei hinteren Spirakel geht.

Warum sind die hinteren Spirakel bei den Dytiscinae, wenn sie nur ihren Erythralraum füllen sollen, viel größer als die vorderen?

Warum muß ein Dytiscus bei derselben Temperatur in schlechtem Wasser viel öfter die Oberfläche aufsuchen als in gutem?

Meine Ansicht über die Atmung der Dytisciden steht der allgemein üblichen vollkommen entgegen. Sie stützt sich auf zahlreiche Beobachtungen in der Natur und in den Aquarien. Ca. 30 größere und kleinere Aquarien waren mit Repräsentanten aller unserer Genera der Dytisciden ca. 5 Monate lang besetzt und täglich habe ich meine Beobachtungen an ihnen angestellt.

Meine Auffassung ist jedoch nicht mehr als eine Arbeitstheorie für

eingehende physiologische Untersuchungen, die bisher ganz fehlen. Während ich im Sommer 1911 mit dem sehr durchsichtigen Graphoderes bilineatus arbeitete, bekam ich Brochers schöne Arbeit (1911, S. 1). Ich sah dann, daß er ganz ähnliche Gedanken gehabt hatte wie ich, und daß er, weil er mit dem vortrefflichen Objekt Cybister hatte arbeiten können, seine Auffassung schärfer formulieren konnte als ich. Später hat er mir sechs schöne Cybister lebend gesandt, und diese sind für diese Abteilung der Untersuchungen von der größten Bedeutung gewesen. Ich möchte vorläufig gern meine eigenen Studien darstellen und dann später ihre Stellung zu Brochers Untersuchungen genauer präzisieren.

I. Die Imagines.

Man stellt sich im allgemeinen die Sache so vor, daß die Dytisciden zwischen den Elythren und der Oberseite des Abdomens eine große, luftgefüllte Respirationshöhle besitzen, die oft so gezeichnet wird, als ob sie beinahe $^1/_3$ des ganzen Raumes zwischen der Unterseite der Elythren und der Bauchseite ausfülle. Diese Darstellung hat jedenfalls nicht allgemeine Giltigkeit.

Bei den Hydroporen, den meisten Agaben und Colymbetinen ist die Lufthöhle ganz klein. Das Abdomen ist besonders bei Hyphydrus sehr hoch gewölbt und schließt sich den Flügeln dicht an; nur an den letzten Segmenten ist eine kleine Aushöhlung. Der Raum zwischen den Flügeln und dem Abdomen wird also hier nur in sehr bescheidenem Maße als Luftraum gebraucht. Die allermeisten dieser Tiere tragen die für ihre Respiration und Hydrostatik notwendige Luftmasse nur als eine kugelrunde Luftblase an der Spitze der Elythren (Taf. VII, Fig. 41 a, c) oder eben über derselben (wo sie bei Hyphydrus ein wenig ausgehöhlt ist (Taf. VII, Fig. 41 b) mit sich. Wenn sie schwimmen oder im Schlamm graben, sieht man die Größe der Blase sich ändern. Oft wird eine kleine Reihe von Luftblasen während des Schwimmens abgegeben. Selbst wenn die Käfer den schlammigen Boden des Aquariums durchwühlen und Wolken von Detritus in dem Wasser emporwirbeln, haftet die Blase doch an der Spitze des Abdomens. Nur bei Colymbetes und den Ilybien, besonders aber bei den Dytiscinae und Cybister kann von einer eigentlichen Lufthöhle die Rede sein. Die Größe des Luftraumes ist von dem Füllungsgrad des Abdomens abhängig. Sie ist bei trächtigen Weibchen und bei reichlich gefütterten Tieren, also besonders bei solchen, die, wie man vermuten darf, sehr schwer sind, klein. Weil das Abdomen median nach oben gekrümmt ist, kann man den Hohlraum sich eigentlich am besten als zwei seitwärts

gelegene Rinnen oder Kanäle, worin die Spirakel liegen, vorstellen. Die Dytiscinae tragen nur selten Luftblasen außerhalb des Körpers, und wenn sie es tun, sitzen die Blasen immer an der Abdominalspitze und sind von ovaler Form (Taf. VII, Fig. 44). Sie sind eine direkte Fortsetzung der Luftmasse unter den Elythren; die ganze Luftmenge besteht also aus einem vorderen größeren Teil und einem hinteren abgeschnürten, viel kleineren. Oft schimmert die Luft besonders bei Wintertieren längs der Ränder der Elythren durch, und nicht selten tritt auch eine Luftblase an der Spitze des Scutellums hervor. Laccophilus verhält sich ganz wie die großen Dytiscen. Die Cybister und Acilien scheinen die größte Lufthöhle zu besitzen. Die Rückenhaut ist besonders bei den Cybistern außerordentlich dünn, flach und nicht in der Mitte gewölbt.

Wie Du Bois-Reymons (1898, S. 379) schon geschildert hat, ist der Raum unter den Flügeldecken für gewöhnlich vollständig geschlossen. „Die Flügeldecken schnappen mit ihrem feinen dicht anliegenden Rand wie der Deckel einer Taschenuhr in eine Art Falz am Rande der Bauchwölbung. Etwas weiter innen wird der Schluß dieser Fassung durch einen weniger schlaffen Hautwulst gesichert. Über dem ersten Abdominalring ist dieser Wulst fester und zeigt eine quergerippte Oberfläche.“ Wozu diese Struktur dient, wissen wir nicht. Die Ränder des Abdomens sind besonders hoch bei den Cybistern und Acilien.

Man stellt sich ferner die Sache so vor, daß die ganze Rückenseite des Abdomens mit Wasser abstoßenden Haaren bekleidet ist. Dies gilt nur für die zwei letzten Abdominalsegmente, die übrigen sind bei den Cybistern fast kahl. So liegen die Verhältnisse auch bei vielen Hydroporen, besonders Hyphydrus, ferner Agabus und Ilybius. Nur die zwei ersten Abdominalsegmente tragen oft lange, wollige, braune oder schwarze Haare, die besonders bei den Dytiscus-Arten wohl entwickelt sind und sich hier auch auf den mittleren Teilen der folgenden Segmente finden. Diese immer nach hinten gerichteten Haare sind, weil sie eingefettet sind, wohl nicht augenblicklich benetzbar; doch werden sie, wenn sie wenige Minuten mit Wasser in Berührung gewesen sind, naß und kleben dann aneinander. Sie fehlen immer in den vertieften, lateralen Stigmenrinnen, bekleiden aber, wenigstens bei den Dytiscus-Arten, auch die Ränder der vorletzten Abdominalsegmente und die Mitte des letzten. Die Haut der zwei letzten Abdominalsegmente ist derb, schwarz und stark chitinisiert, die der übrigen dagegen außerordentlich weich. Von den Seitenstigmen gehen große Transversalbündel von Tracheen unter der Rückenhaut ab, besonders bei den Cy-

bistern treten sie sehr deutlich auf. Die zwei Elythren sind in der Naht ineinander eingefalzt, wobei die rechte mit einem Falz, der in eine Rinne der linken paßt, ausgerüstet ist. Die vorderen Ränder der Elythren werden vielleicht von den Tegulä gedeckt. Die Unterflügel liegen in der Hauptsache wie ein doppelt gefaltetes Dach über dem weichhäutigen Teil des Abdomens und knicken gerade da winkelrecht um, wo das vorletzte stark chitinisierte Abdominalsegment beginnt. Ganz fehlen sie nie, nur bei Colymbetes bifarius (Sharp 1882, S. 243) sind sie rudimentär. Außer der Bedeutung als Flugorgane spielen sie auch eine große Rolle als Decke für die Lufthöhle. Sobald sie entfernt werden, kann die Höhle die Luft nicht zurückhalten. Die Tiere werden dann zu schwer und sterben auf dem Boden des Gewässers ab. Nur vorn, wo sie mit den Hinterrändern einander kreuzen, bleibt ein klaffendes Dreieck zurück; die Decke der Lufthöhle wird hier nur von den Elythren gebildet.

Eben hier kann nicht selten die Luft über die Flügel und nahe an der Spitze des Scutellums entweichen, als Luftblase sitzen bleiben und eine große Beschwerde für das Tier bilden, das dann sich nicht mehr „auszuwiegen“ vermag. Man kann daher wohl begreifen, daß die Flügel der Dytisciden im Gegensatz zu den Carabiden, denen sie sehr oft fehlen, beinahe immer wohl entwickelt sind (cfr. Sharp 1882, S. 245). Ihre Bestimmung, die Lufthöhle nach oben zu begrenzen, ist sicherlich wenigstens ebenso wichtig als die, den Tieren als Flugorgane zu dienen. Wie gut auch die Lufthöhle nach oben und in ihrem ganzen vorderen Teil abgeschlossen ist, ist sie doch nach hinten, soweit ich sehen kann, nur wenig geschlossen. Die Ränder der Deckflügel greifen nicht um die abstehenden Kanten des Abdomens, und solche Kanten fehlen den zwei letzten Abdominalsegmenten überhaupt ganz; bei den Cybistern ist die Lufthöhle auch nach hinten am stärksten abgeschlossen.

Wenn die Lufthöhle überhaupt nach hinten wasserdicht abgeschlossen werden kann, so ist dies nur dadurch möglich, daß das Abdomen aufwärts gekrümmt und durch Muskeldruck den Elythren angepreßt wird. Ferner darf noch hervorgehoben werden, daß die ganze Unterseite der Elythren überall von den zahlreichen einzelligen Hautdrüsen eingefettet wird. Man kann sich davon leicht überzeugen, wenn man einen Deckflügel mit der Unterseite nach oben ins Wasser legt. Das Wasser sammelt sich dann immer tropfenweise an und fließt, ohne die Flügel zu benetzen, ab. In ähnlicher Weise sind, soweit ich sehen kann, auch die Unterflügel eingefettet.

Von den acht Paaren Abdominalspirakeln ist das erste, wie schon bemerkt, immer das größte. Es liegt höher als die folgenden zwei bis sechs, die oft in einer tieferliegenden, heller gefärbten Stigmenrinne sich öffnen. Das erste Paar ist immer oval, die folgenden zwei bis sechs sind immer beinahe kreisrund. Bei den Dytiscinae sind die zwei letzten viel größer und oval, das letzte ist von einer weißen Hautfalte teilweise bedeckt. Über den Bau der Stigmen siehe übrigens Alt (1909, S. 793), Solowiow (1909, S. 705; 1910, S. 577), Portier (1911, S. 265), Brocher (1911, S. 5).

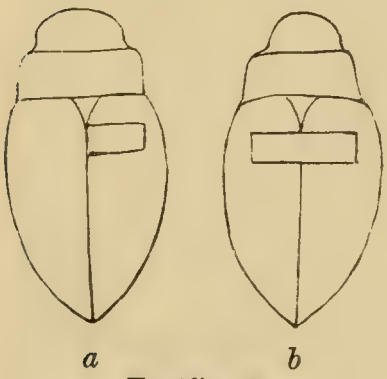
a) Die Respiration im Sommer.

Nachdem wir nun die Lufthöhle kennen gelernt haben, werden wir versuchen festzustellen, wie sie funktioniert. Betrachtet man die Hydroporen oder Agaben wenn sie atmend an der Oberfläche hängen, dann sieht man, daß die zwei letzten Abdominalsegmente oft nur herausgeschoben sind. Bei den Dytiscinae, wenigstens aber bei Dytiscus und Acilius, findet man zwei verschiedene Atmungsweisen. Die Tiere können wie die vorhergehenden nur (Taf. VI, Fig. 32) mit schwach herausgestreckten letzten Abdominalsegmenten in der Oberfläche liegen; sie können aber auch die drei letzten Abdominalsegmente in der Weise abwärts schlagen, daß dabei eine große, klaffende Spalte zwischen den Elythren und dem Abdomen entsteht (Taf. VII, Fig. 42). Bei den Cybistern habe ich bisher nur die erste Atmungsweise beobachtet; das letzte, kreisrunde, scharf abgesetzte, scheibenförmige Abdominalsegment wird hier hervorgeschoben. Eine klaffende Spalte zwischen dem Abdomen und den Elythren habe ich nie gesehen.

Die verbreitetste Auffassung ist also die, daß die Luft in die Lufthöhle eingesaugt wird, und daß diese Luft von hier durch die Stigmen in die Tracheen eingeatmet und als Respirationsluft gebraucht wird. Diese Auffassung kann jedenfalls für die kleineren Arten, deren Lufthöhle außerordentlich klein ist, oder (wie bei den Hyphydren) beinahe fehlt, und bei denen die außerhalb der Tracheen mitgeführte Luft als eine Luftkugel an der Spitze des Abdomens hängt, nicht zutreffen. Was die Dytiscinae anbelangt, sprechen die anatomischen Befunde entschieden gegen diese Auffassung. Es wäre unbegreiflich, warum die zwei letzten Stigmenpaare besonders groß sein sollten, wenn sie während des Einatmens an der Oberfläche nicht gebraucht werden sollten. Es ist ferner, wenigstens wenn die Tiere mit weit klaffender Spalte zwischen den Elythren und dem Abdomen an der Oberfläche schwimmen, unmöglich, Luft in den Elythralraum einzusaugen. Man beobachtet oft, daß sie in dieser Stellung, wenn sie die Oberfläche verlassen, das Abdomen

an die Elythren anpressen und dann eiligst abwärts stürzen. Ich glaube, es ist ihnen unmöglich, in diesem Falle Luft direkt in den Elythralraum einzusaugen.

Selbst wenn sie mit gestreckten und an die Elythren angepressten beiden letzten Abdominalsegmenten daliegen, ziehen sie wahrscheinlich nur Luft in die Tracheen ein. Man bemerkt nämlich, daß das vorletzte Segment gerade nur so weit ausgestreckt wird, daß die Spirakel unter den Elythren hervorschauen. Man kann ein Paar winzige Vertiefungen im Wasserspiegel wahrnehmen. Es ist nun auch leicht zu zeigen, daß die Füllung jedenfalls auf ganz andere Weise vor sich gehen kann. Textfig. 2 *a* u. *b*. Schneidet man ein Stück aus dem vorderen Teil des linken Elythrums, von der Naht und 2 mm von dem Seitenrand aus, und entfernt man weiter ein gleichgroßes Stück des linken Unterflügels, so sieht man in die Lufthöhle hinein. Solange das Tier nun an der Oberfläche atmend hängt, bemerkt man nichts besonderes; keine Luft tritt durch die Narbe aus. Wenige Sekunden aber, nachdem es die Oberfläche verlassen hat, sieht man meistens von der äußeren Ecke des Loches her eine Luftblase hervortreten, der bald mehrere folgen. Beinahe gleichzeitig treten auch Luftblasen aus dem Hinterende hervor. Ganz dasselbe beobachtet man auch, wenn das Loch in den rechten Deckflügel gemacht wird. Entfernt man aber gleichzeitig ein Stück von den beiden Elythren, so daß also eine ca. 2 mm breite und ca. 15 mm lange Spalte vorn quer über den Elythren entstanden ist, dann sieht man, daß auch in diesem Falle während der Einatmung keine Luft aus der Spalte hervortritt. Sobald aber das Tier sich in die Tiefe begibt, entweichen dagegen Luftblasen aus den vorderen äußeren Ecken des Spaltes, und keine Luftblase zeigt sich mehr an der Spitze. Das Tier ist nun wenigstens in der ersten Zeit nur schwimmend imstande die Oberfläche zu erreichen. Anfangs kann es hier nicht liegen bleiben, sondern nur eine Luftblase erhaschen und darauf zu Boden schwimmen oder sinken. Hier gibt es die Luftblasen durch die Operationsspalte ab und steigt dann wieder früher oder später an die Oberfläche. Ich habe solche Tiere 3—4 Tage in den Aquarien lebend halten können; darnach lagen sie immer morgens tot an dem Boden des Aquariums. Schnitt ich dagegen eine 20 mm lange Spalte longitudinal durch die Elythren und sorgte ferner dafür, daß die Unterflügel gar nicht verletzt wurden, so konnte ich die Tiere drei Wochen am Leben erhalten.



Textfig. 2.

Die Luft, die man in der oben geschilderten Weise durch die Spalte hervortreten sieht, ist meiner Meinung nach nicht atmosphärische Luft; sie rührt wahrscheinlich von den ersten, großen Abdominalspirakeln her, und ist also als Exspirationsluft anzusehen; auf dem verletzten Tier muß sie durch die Operationsspalte entweichen, auf dem unverletzten verweilt sie aber in dem Dorsalraum.

Wer die Respiration der Dytisciden untersuchen will, erstaunt darüber, in wie hohem Grade die Tiere ihre Organisation den neuen Lebensbedingungen anzupassen vermögen.

Hat das Tier sich in 1 bis 2 Tagen in die neuen Verhältnisse mit einer queren Operationsspalte gewöhnt, ändert das Verfahren sich ganz. Solange nur der eine Flügel verwundet ist, lernt es schnell die ganze Luftmenge an der Spitze des Abdomens abzugeben; keine Luftmasse tritt mehr durch das Loch in dem Deckflügel heraus; die ganze Exspirationsluft sammelt sich nun unter den nicht verletzten Teilen der Elythren. Geht die Spalte quer über die beiden Flügel, kann die Luft sich nicht mehr aufsammeln; sie geht durch die Spalte heraus, und das Tier wird, wie oben bemerkt, unterkompensiert. Nach wenigen Tagen sieht man aber, daß es ebenso überkompensiert sein kann wie früher. Es steigt passiv an die Oberfläche und kann wieder von dieser frei herabhängen. Es hat nun gelernt mit der Luft haushälterisch umzugehen, sie entweicht nicht mehr durch die Querspalte, sondern wird so weit wie möglich in dem Tracheensystem aufgespeichert. Wenn sie respiratorisch gebraucht ist, wird sie nicht in Blasen abgegeben; sie tritt, wie oben bemerkt, nur in der Spalte hervor, wird aber dann wieder wahrscheinlich durch die Abdominalspirakel eingezogen.

Wir werden nun die Inspiration ein wenig näher betrachten. Bei den Dytiscusarten ist diese, solange man die Tiere nicht verletzt, nicht sehr augenfällig. Was im Innern des Tieres vorsichgeht, ist jedenfalls dem Auge verborgen. Schon bei Graphoderes bilineatus kann man sich eine Vorstellung von dem Prozeß bilden; viel sichere Resultate bekommt man jedoch, wenn man mit Cybistern arbeitet. Die Haut ist hier auf der Unterseite so dünn, daß man beinahe den ganzen Prozeß deutlich beobachten kann.

Man steckt im Sommerhalbjahre eine Cybister in einen geschliffenen, mit Wasser gefüllten Glaskasten, der nur so breit ist, daß das Tier sich nicht umdrehen kann. Der Deckel schließt luftdicht, und der Kasten enthält keine Luftblasen. Über dem Kasten stehen entweder aplanatische Lupen, oder man legt ihn unter das Mikroskop. Nachdem das Tier einige Minuten herumgeschwommen hat, wird es ruhig; und nun beobachtet man.

Man sieht dann, daß in jedem Abdominalsegment zwei große Tracheenstämme quer über das Abdomen verlaufen. Jeder der Stämme geht von einem der Seitenspirakel ab. Die Stämme laufen parallel zu den Rändern der Bauchsegmente; sie sind nur wenig verzweigt. Um die Trochanter der Hinterbeine gehen zwei bogenförmige Äste, deren Ursprung man nicht sehen kann. Diese Bogen stehen durch feine Äste mit den großen Luftsäcken, die sich auf der Innenseite der Coxalplatten ausbreiten, in Verbindung. Kopfwärts liegen noch zwei andere Luftsäcke, die aber kleiner sind. Besonders schön läßt sich der Haupttracheenstamm des Femurs und seine zahlreichen Nebenäste verfolgen. Wenn das Wasser nicht zu kalt ist, und die Tiere nicht später als Oktober untersucht werden und nicht zu oft in dem Kasten gewesen sind, werden sie nach kurzer Zeit unruhig und schwimmen immer lebhafter mit der Bauchseite nach oben umher. Schon jetzt wundert man sich, daß man in den 20 Minuten, die man z. B. das Tier von der Atmosphäre abgesperrt hält, nicht die geringste Bewegung in dem Tracheensystem sieht. Dann hebt man plötzlich den Deckel ab, läßt eine große Luftblase eintreten, schließt den Kasten wieder und beobachtet schnell weiter. Der Käfer reckt den Kopf empor in die Luft, dreht sich darauf herum, so daß das Hinterende herausragt, und nun beginnt ein Schauspiel, daß man nicht so leicht vergißt, wenn man es einmal gesehen hat. Alle Queräste des Abdomens schlagen und klappen gleichzeitig bandförmig zusammen und dehnen sich alle auf einmal wieder aus. Das Zusammenklappen scheint vollständig zu sein, denn das Lumen der Tracheen wird konkav. Im Laufe der ersten Minuten folgen 60—80 Inspirationen, dann werden sie immer langsamer und hören schließlich ganz auf. Gleichzeitig mit den Bewegungen in den Abdominalquerästen schwingen die bogenförmigen Äste um die Coxa; dagegen habe ich, solange das Tier sich in dem Wasser befand, nie die geringste Bewegung in den Luftsäcken gesehen.

In derselben Sekunde, wenn das Tier die Luftblase verläßt und hinwegschwimmt, hört jede Bewegung in dem Tracheensystem auf. Stunden- ja tagelang können die Tiere abgesperrt von der Luft liegen, nie habe ich eine einzige deutliche Bewegung in dem Tracheensystem gesehen. Nur in der Nähe der Spirakel, in den distalen Teilen der Tracheen glaube ich dann und wann schwache Vibrationen beobachtet zu haben; nie aber das oben genannte vollständige Zusammenklappen des ganzen Astes, was eben das Atmen in der Oberfläche charakterisiert. Keine deutliche Bewegungen des Tracheensystems verrät, wie das Tier atmet. Die Rückenhaut wirkt, wie Du Bois-Reymons

glaubte, so lange das Tier sich unter der Oberfläche befindet entschieden nicht zwergfellähnlich, sonst wäre es unmöglich, daß ich keine Bewegungen weder in den Abdominalsegmenten noch in den Tracheen gesehen habe.

Die große Verschiedenheit zwischen der vollkommenen Ruhe, die das Tracheensystem beherrscht, wenn das Tier sich entfernt von der Oberfläche aufhält, und den starken, lebhaften, rhythmischen Bewegungen, wenn es atmend an der Oberfläche liegt, ist sehr augenfällig.

Solange das Tier an der Oberfläche atmet und das Tracheensystem lebhaft arbeitet, hätte ich geglaubt, auch die Exspiration beobachten zu können. Um das Hinterende atmender Dytisciden, Cybistern, Colymbetinen und Acilien habe ich fein pulverisierte Stoffe gespritzt und Baumwolle vor die Spalte des Elythralraumes gehalten. Nie habe ich nur die leiseste Bewegung gesehen; es ist wohl möglich, daß die Exspiration nicht kräftig genug ist, diese Stoffe in Bewegung zu setzen. Brocher meint dies beobachtet zu haben (1911, S. 8). Hier ist ein springender Punkt der Untersuchungen, über den die Physiologen uns weitere Mitteilungen geben müssen.

Wir werden nun die Cybister in ihrer gedrückten Rückenlage verlassen und mit Geduld — im Sommerhalbjahre — einen größeren Dytiscus, der an einer Pflanze verankert in dem Aquarium sitzt, beobachten. Lange Zeit kann das Tier vollkommen ruhig sitzen. Dann sieht man plötzlich, daß es eine recht starke, von vorne nach hinten schaukelnde Bewegung macht. Das Pendeln um die horizontale Querachse wird immer langsamer und hört schließlich ganz auf. Ich glaube, daß dieser Stoß dadurch hervorgerufen wird, daß Luftmengen durch die ersten Abdominalspirakel in den Luftraum eingedrungen sind. Nach einigen Minuten gibt das Tier plötzlich große Luftquantitäten ab, d. h. es entleert seinen Luftraum und steigt dann an die Oberfläche hinauf.

Unwillkürlich bekommt man den Eindruck, daß die Inspirationen, solange das Tier sich unter dem Wasser befindet, beinahe ganz eingestellt, jedenfalls sehr stark herabgemindert sind. Dieser Eindruck wird verstärkt, wenn man einen Cybister aus dem Aquarium nimmt und auf den Rücken in die Luft legt. Dann sieht man wie kräftig und regelmäßig, ca. 10—20 mal in der Minute, die Tracheen zusammenklappen und sich wieder ausdehnen. Ferner hat man ziemlich oft Gelegenheit zu sehen, wie die großen Luftsäcke im Meso- und Metathorax gleichzeitig mit den Tracheen sich zusammenziehen und wieder ausdehnen. Auch auf dem Lande treffen übrigens Perioden ein, besonders bei niedrigen Temperaturen, wo das Tracheensystem lange vollkommen ruhig bleibt.

Im Anschluß an die oben genannten Beobachtungen über die Respiration der Dytisciden habe ich mir folgende Ansicht gebildet:

1. Wenn die Dytisciden, um Luft zu schöpfen, an die Oberfläche steigen und sich hier aufhängen, ist das erste, was sie tun, ihr ganzes Tracheensystem zu lüften.

2. Die drei letzten Abdominalsegmente werden bei den Dytiscinae abwärts geschlagen. Die Luft wird durch die hinteren Spirakel eingezogen, wahrscheinlich wieder hauptsächlich durch die vorderen Abdominalspirakel abgegeben und tritt durch die Exspirationsspalte hinten zwischen Elythren und Abdomen wieder aus.

3. Während der Exspiration klappen die Tracheen vollständig zusammen und die Luft stürzt hinein, wenn sie wieder geöffnet werden. Ob diese weiter in die großen Luftsäcke gepumpt wird, und in welcher Weise das ganze System prall gefüllt wird, darüber wissen wir nichts.

4. Wenn das Tier die Oberfläche verlassen will, schließt es seine Exspirationsspalte, indem es die Spitze des Abdomens den Elythren andrückt. Es ist dann im allgemeinen so stark überkompensiert, daß es, um schwimmen zu können, erst Luftblasen abgeben muß.

5. Eine Füllung des Luftraums mit atmosphärischer Luft durch direktes Einsaugen in denselben findet, meiner Meinung nach, nicht statt.

6. Während das Tier an dem Boden verankert ist oder herumschwimmt, wird nun die in dem Tracheensystem sich befindende Luft als Exspirationsluft stoßweise und wahrscheinlich besonders durch die ersten, stets großen Abdominalspirakel abgegeben. Die Luft sammelt sich nach und nach in dem Hohlraum unter den Flügeln an. Weil dieser zu klein ist, die ganze Luftmasse zu enthalten, werden größere oder kleinere Teile als Luftblasen am Hinterende abgegeben.

7. In dem Hohlraum angelangt, wird die Luft mit der hier vorhandenen atmosphärischen Luft gemischt und wird dadurch, obwohl nicht gut, doch einigermaßen respirabel. Hier treten vermutlich dann die Seitenspirakel in Funktion und eine erneute Füllung des Tracheensystems folgt. Wenn die ganze Luftmasse respiratorisch verbraucht ist, steigen die Tiere, wenigstens im Sommerhalbjahre wieder zu der Oberfläche hinauf.

8. In der Hauptsache besteht die Luft in dem Hohlraum jedoch aus ausgeatmeter Luft und ihre respiratorische Bedeutung im Sommerhalbjahre ist vermeintlich nicht so groß, wie man früher geglaubt hat.

9. Für die Hydrostatik des Tieres hat dagegen diese Luft die allergrößte Bedeutung (Kap. II).

10. Solange das Tier unter den gegebenen Verhältnissen im Wasser liegt, läßt sich mit Sicherheit kein Einatmen der Luft des Dorsalraumes nachweisen. Die für die Respiration notwendige Luftmasse ist nicht hier, sondern im Tracheensystem selbst aufgespeichert, aus dem sie ruckweise ausgetrieben wird.

Ehe ich nun zu Brochers Untersuchungen übergehe, erwähne ich kurz einige Momente in Faivres (1860, S. 530) und Plateaus (1884, S. 54) Untersuchungen. Faivre hat beobachtet, daß das Tier jedesmal, wenn es die Oberfläche verläßt „se contracte et laisse échapper quelques bulles d'air". Im Gegensatz dazu behauptet Plateau (1884, S. 57), daß das Insekt nicht „l'air vicié qu'après un certain temps de respiration sous l'eau" austreibt. Beide haben Recht; im allgemeinen geben die Tiere immer, weil sie überkompensiert sind, Luft ab, wenn sie abwärts fahren. Die eigentliche Exspirationsluft wird erst nach einem Aufenthalt unter dem Wasser oft kurz vor dem Aufsteigen abgegeben. Faivre hat gesehen, daß der Dytiscus in der Oberfläche die drei letzten Abdominalsegmente abwärts schlägt und wieder, ehe er dieselbe verläßt, gegen die Elythren preßt. Ich bin hierin ganz in Übereinstimmung mit Faivre; Plateau hat die Bedeutung (1884, S. 58) ganz mißverstanden. Das es „la région moyenne de la face dorsale de l'abdomen que les mouvement respiratoires effectuent" ist gewiß richtig. Dies verneint aber Faivre auch nicht: es ist das Öffnen und das Schließen, das Faivre gesehen hat, und das Plateau ganz übersehen oder mißdeutet hat.

Wenn ferner Plateau (1884, S. 57) folgendes behauptet: „Sous l'eau long arrêts en inspiration; toutes les 20 secondes environ (parfois après 40 secondes) un ou deux mouvements expiratoires pressés" so paßt dies eigentlich nur schlecht, sowohl zu Brochers als auch zu meinen Beobachtungen.

Indem ich im übrigen auf Brochers schöne Untersuchungen hinweise, hebe ich hier hauptsächlich nur die 1911, S. 15 angegebenen Schlüsse vor.

Diese sind die folgenden:

1. Chez les Dyticidés l'inspiration a lieu par l'intermédiaire des stigmates de la septième et surtout de la huitième paire.

2. Les stigmates des six premiers paires abdominales et surtout ceux de la première paire servent principalement à l'exspiration. Les stigmates de la première paire abdominale sont particulièrement importants parce que c'est par leur intermédiaire, que le Dytique peut évacuer,

directement dans l'espace sous-élytral abdominal, une partie de l'air contenu dans les sacs aériens thoraciques.

3. Il est probable, que l'insecte peut faire passer alternativement cet air d'une de ces cavités dans l'autre, ce qui lui permet de modifier l'equilibre de son corps, lorsque celui-ci flotte au sein de l'eau.

4. Les Dyticidés, une fois immergés, ne faisant plus aucune mouvement respiratoire il faut admettre que l'air, logé dans l'espace dorsal sous-élytral, ne leur sert pas à renouveler celui qui est contenu dans leur trachées, pendant qu'ils sont au fond de l'eau.

5. Cet air diminuant le poids spécifique de leur corps tend a ramener celui-ci à la surface; en outre, il empêche l'eau d'envahir l'espace dorsal sous-élytral. Grâce à lui, les ailes restent toujours sèches et prêtes à l'usage.

ad 1. Vollständige Übereinstimmung.

ad 2. Ich betrachte es als ziemlich problematisch, ob die Abdominalspirakel 2—6 als Exspirationsspirakel dienen; möglicherweise haben sie die Bedeutung die Luft des Dorsalraumes in die Tracheen, besonders im Notfall wieder einzuziehen. Sonst stimmen wir damit überein.

ad 3. Vollständige Übereinstimmung.

ad 4. Hauptsächliche Übereinstimmung. Da ich Vibrationen in den abdominalen Quertracheen, dort wo sie in die Spirakel münden, an lebenden Cybistern gesehen zu haben glaube, bin ich der Ansicht, daß die Luft des Dorsalraumes, selbst wenn sie hauptsächlich Exspirationsluft ist, doch durch die mittleren Abdominaltracheen eingezogen und so besonders im Notfall respiratorisch ausgenutzt werden kann (siehe später). Es ist Brochers großes Verdienst, als erster auf diesen Fundamentalpunkt aufmerksam gemacht zu haben.

ad 5. Vollständige Übereinstimmung. Die meisten von Brochers Beobachtungen hatte ich alle, ehe ich seine Abhandlung bekam, angestellt.

Die oben genannte Schilderung der Tracheen und Luftsäcke bei Cybister stimmt ganz mit Brochers überein, der soviel mir bekannt, als erster diese Verhältnisse richtig gesehen hat.

In einer interessanten Arbeit hat Sharp (1878, S. 61) versucht, die Zeit, die die Tiere an der Oberfläche zum Atmen brauchen, und wie lange sie sich in dem Wasser ohne an die Oberfläche zu kommen, aufhalten, für viele Arten zu bestimmen. Wie Sharp selbst betont, ist es unmöglich, aus den Zahlen allgemeine Resultate abzuleiten, weil „the time of day, the season of the year, the condition of sexual activity,

the sex of the individuals, the process of digestion and the conditions of hunger all modify the activity of the Dytiscids". Alle diese Faktoren hat Sharp nicht berücksichtigen können. So weit ich sehen kann, lohnt es sich daher auch nicht mit seinen Zahlen näher zu arbeiten.

Es darf übrigens betont werden, daß eine eingehende Untersuchung des Tracheensystems der Dytisciden eine sehr lohnende Aufgabe wäre. Wie es sich eigentlich mit den großen thoracalen Luftsäcken, die unter den Coxalplatten liegen, verhält, und wie sie mit Luft gefüllt werden, wissen wir nicht. Die Möglichkeit, daß sie nur wenn das Tier fliegt, gebraucht werden, und daß es eben diese sind, die während des Summens gefüllt werden, ist sicherlich nicht ausgeschlossen. Leider konnte ich nie meine Wintertiere zum Fliegen bringen und im Sommer versäumte ich dieses zu untersuchen.

Entfernt man vorsichtig an einem Dytiscus die hinteren Coxalplatten, so wird eine große von Chitinlamellen begrenzte Höhle blosgelegt. Darin liegen einige der starken Muskeln der Gliedmaßen. Werden auch diese vorsichtig entfernt, sieht man, daß die hintere Fläche der Höhle von einem eigentümlichen, sehr umfangreichen Organ bedeckt ist. Es besteht aus Muskelfasern, worüber sich zahllose, äußerst fein verzweigte Tracheen zu regelmäßiger reihenförmiger Anordnung ausbreiten. Von diesem Organ geht ein großer Tracheenkomplex aus, der sich über das ganze Dach der Höhle breitet, und wahrscheinlich zu dem ersten großen Abdominalspirakel läuft. Ein ganz ähnliches, aber etwas kleineres Organ liegt auf der Unterseite des Mesothorax. Das Organ ist nicht bei allen Dytiscusarten in gleicher Weise mit Tracheen ausgestattet. Es scheint besonders schön bei D. dimidiatus zu sein, nicht so schön bei D. marginalis, es ist vielleicht stärker beim Männchen als beim Weibchen entwickelt. Wegen seiner Farbe (rötlich-gelb) und seiner schwammigen Natur sticht es von den übrigen Muskeln sehr ab und ist schon von außen durch den Chitinpanzer deutlich beobachtbar. Besonders bei Graphoderes bilineatus schimmert es als ein halbmondförmiger, gelblicher Streifen am hinteren Rande der Coxalplatten deutlich hindurch. Wegen seines von den übrigen Muskeln ganz verschiedenen Aussehens und seiner kolossalen in außerordentlich regelmäßiger Anordnung angebrachten Tracheenverzweigungen bekommt man vielmehr den Eindruck eines Respirationsorgans als eines Muskels. Es scheint, als ob die Muskelfasern hauptsächlich als Stützen für die Tracheen dienen.

b) Über die Respiration im Winter.

Die Zeit, worin die Dytisciden ohne Zutritt von Luft unter dem Wasser leben können, ist besonders von Plateau (1872, S. 34); Griffini (1895, S. 1) und Portier (1911, S. 268) untersucht. Alle haben, soweit ich sehen kann, nur im Sommerhalbjahr experimentiert. Die meisten Autoren sind zu dem Resultat gekommen, daß die Tiere höchstens 48 Stunden unter Wasser leben können. Viele sterben, besonders bei hoher Temperatur weit früher. Diese Beobachtungen stehen mit dem ebenso wohlbekannten, früher erwähnten Faktum, daß viele Dytisciden besonders die Dytiscinae unter dem Eise, von atmosphärischer Luft völlig abgeschlossen monatelang leben können, in schroffem Gegensatz. Meines Wissens hat nur Gadeau de Kerville den Widerspruch zwischen den Beobachtungen in den Aquarien im Sommer und den winterlichen Naturbeobachtungen gebührend gewürdigt. Wie schon oben hervorgehoben wurde, kommt er zu dem Hauptresultat, daß sie höchstens acht Tage ohne Zutritt zur atmosphärischen Luft leben können. 1910 habe ich wahrscheinlich gemacht, daß die Sauerstoffproduktion der grünen Pflanzen wenigstens im Anfang des Winters für die Tiere von Bedeutung ist. Die Sauerstoffblasen, die sich auf der Unterseite des Eises ablagern, werden aufgesucht und eingezogen. Später sah ich, daß Gadeau de Kerville, übrigens ohne Beobachtungen und Experimente, denselben Gedanken ausgesprochen hat. Von einigen übrigens recht geringfügigen Aquarienbeobachtungen ausgehend, vermutete ich ferner, daß die Tiere später im Winter in eine Kältestarre verfielen. Daß sie, wenn sie weder Sauerstoff noch atmosphärische Luft bekämen, schon nach acht Tagen zugrunde gehen sollten, glaube ich laut meinen oben angeführten Beobachtungen durchaus nicht.

Ich versuchte nun vermittelst Aquarienbeobachtungen ausfindig zu machen, wie die Dytisciden ihr Atmungsbedürfnis während des Winters befriedigen. Erstens wurden im November-Dezember Individuen in Aquarien, die reichlich mit Pflanzen versorgt waren, gesetzt. Ein Stahldrahtnetz wurde in der Weise über die Oberfläche angebracht, daß die Tiere die Oberfläche nicht erreichen konnten. Wassertemp. 7—10° C. Schon nach einigen Stunden wurden sie unruhig und suchten vergebens durch das Netz zu kommen: nach sechs bis acht Stunden lagen sie ruhig und meistens mit dem Rücken ans Netz angedrückt. In dieser Stellung waren sie nach 48 Stunden zwar noch lebendig, aber äußerst matt. Aus dem Wasser genommen wurden sie wieder lebendiger, waren aber mehrere Tage äußerst schwach und starben ab, wenn sie wieder ins Wasser

gelegt wurden. Ein Tier, das über 48 Stunden abgesperrt wurde, war am Morgen gestorben. Die Versuche, die oft wiederholt wurden, gaben immer dasselbe Resultat. Dies änderte sich auch nicht, selbst als ich Wasser durch das Aquarium leitete. Ich gestehe gern, daß ich geglaubt hatte, daß die Versuche in ganz anderer Weise ausfallen sollten. Ich dachte dann, daß die Tiere noch gar nicht auf einen Winterschlaf eingestellt waren; in der Natur fand ich nämlich noch im Dezember Dytiscen an der Oberfläche atmend vor. (Wassertemp. 1°.)

Als der Winter in den ersten Tagen des Januar richtig einsetzte, wurden Aquarien an offene Fenster oder zwischen zwei Fenster gestellt; teils enthielten sie Pflanzen, teils nicht; in jedes wurde ein Dytiscus gesetzt. Die Wassermenge variierte in den verschiedenen Gefäßen von ca. 6 l bis $^1/_2$ l. Bei einer Lufttemp. von — 14° C. froren sie bald zu. Sechs Tage lang war die Oberfläche der Aquarien mit Eis bedeckt und trotzdem waren die Tiere lebendig und munter. Dann stieg die Temp. auf 0, das Eis begann zu schmelzen und die Tiere bekamen wieder Zutritt zu der Oberfläche. Ich glaube, daß die Tiére wochenlang unter dem Eise hätten leben können. Bedenkt man, daß ich sechs Tage einen Dytiscus marginalis in nur 500 ccm Wasser ringsum von Eis umgeben lebendig und munter erhalten konnte und daß das Tier, wenn das Eis wieder schmolz, frisch und gesund herumschwamm, so wird man verstehen, daß es sicherlich wochen- oder monatelang in großen Teichen unter dem Eise hätte überwintern können. Die lange gewünschte Übereinstimmung zwischen den Beobachtungen in der Natur und den Experimenten in dem Aquarium war im ganzen endlich herbeigeschafft. In einem Punkte hatte ich mich aber getäuscht: In keinem der Aquarien entbehrten die Tiere der Luft. In den großen, die ca. 6 Liter enthielten und reichlich mit Pflanzen besetzt waren, bildeten die Ceratophyllen selbst in diffusem Tageslicht zahlreiche, allerdings winzig kleine Luftbläschen, die aufwärts stiegen und sich unter dem Eise ablagerten. Was ich früher vermutet hatte, daß die Dytiscen diese Luftblasen aufsammeln und einziehen, konnte ich nun direkt bestätigen: sie gingen unter das Eis und zogen die Blasen ein. Dann und wann wurde die Luft des Dorsalraumes abgegeben und lagerte sich als große Blasen dem Eise an. Die Tiere sammelten sozusagen die kleinen zahlreichen Luftblasen mit dem Hinterende auf, zogen sie ein und gaben sie wieder als große Blasen ab. Diese schmolzen zu ein paar talergroßen Blasen zusammen und wenn die Tiere lufthungrig waren, stießen sie die letzten Abdominalsegmenten auch in diese, die dann deutlich verkleinert wurden. Die hier erwähnten Beobachtungen deckten sich vollkommen mit dem,

was ich mir gedacht hatte, nur war ich über die recht große Lebendigkeit der Tiere überrascht. Auf das folgende war ich aber gar nicht vorbereitet.

Ich hatte mir gedacht, daß die Tiere in den pflanzenleeren Aquarien infolge Luftmangels ersticken müßten. Diese Aquarien froren zu; am nächsten Morgen saßen die Tiere ruhig an dem Boden. Unter dem Eise lagen einige Luftblasen, die vielleicht von dem Dorsalraum herrühren konnten. Das Eis war kristallhell. Am Vormitttag stieg die Temperatur von — 12° C. bis — 8. Gleichzeitig bildeten sich in den Aquarien Luftblasen, die sich unter dem Eise ablagerten. Diese Luftproduktion kann ich mir nur so erklären, daß das Wasser ein wenig erwärmt worden war, und dann etwas Luft abgegeben hat. Die eigentümlichsten Verhältnisse zeigten sich in den ganz kleinen Aquarien, die nur 1—2 l enthielten. Zwei Aquarien sprangen, drei zeigten sich merkwürdigerweise stark genug. Die Tiere wurden acht Uhr morgens bei einer Temp. von — 12° C. in die Aquarien eingesetzt; um 11 Uhr war die ganze Wassermasse gefroren, nur in der Mitte lag ein Hohlraum, der ca. 150—200 ccm Wasser enthielt. In dieser von Eis umgebenen Wasserblase schwamm der Dytiscus unaufhörlich umher und in dieser Blase lebte er sechs Tage. Schon um zehn Uhr des ersten Tages traten Luftblasen in dem freien Wasser auf. Indem nun im Laufe des Tages die Temp. stieg, vermehrten die Luftmengen sich unaufhörlich und lagen wie eine ganz aus zahlreichen Perlen gebildete Schicht unter dem Dach der Wasserblase. Gleichzeitig war das Tier äußerst lebendig; es sah aus, als ob es sozusagen Luft aus dem Wasser peitschte. Die Blasen saßen überall auf seinem Körper und hingen in den Schwimmhaaren der Hinterbeine. Am nächsten Tag war die Hauptmasse der Luft in dem Eise gefangen, ein Teil fand sich noch in dem Wasser. Bis das Eis auftaute, lag das Tier in den folgenden vier Tagen entweder in der Luftschicht oder schwamm mit Luftperlen bedeckt umher. Welcher Beschaffenheit diese Luft am sechsten Tage war, davon habe ich keine Ahnung; nichts deutete jedoch darauf hin, daß sie so sauerstoffarm war, daß das Tier sie nicht benutzen konnte; sie wurde wie früher eingezogen und das Tier war ebenso munter wie früher.

Wenn das Wasser zu schnell zufror und das Tier an einer der Eisnadeln der Wände sich festigte, geschah es oft, daß es nicht wieder loskommen konnte. Eisnadeln bildeten sich um die Beine, und es war dann gefangen; bald fror es in der Eiswand ein. Solche ganz eingefrorenen Tiere waren, wenn das Eis wieder schmolz, selbst nach einem Einfrieren von nur 12—16 Stunden immer tot.

Von diesen Versuchen ausgehend bin ich geneigt zu glauben, daß die respiratorisch brauchbaren Luftmengen unter dem Eise im Winter größer sind, als wir uns gedacht haben; größere Schwierigkeiten, ihre Atembedürfnisse zu befriedigen, haben die Tiere im ganzen nicht.

Anderseits unterliegt es wohl keinem Zweifel, daß in vielen Teichen, kurz ehe das Eis schmilzt, die Sauerstoffmengen, besonders in harten Wintern beinahe aufgebraucht sind. Doch selbst dann wissen die Tiere sich aller Wahrscheinlichkeit nach zu helfen.

Weil es unmöglich war, die im Winterhalbjahre auf den Böden der nicht zugefrorenen Aquarien völlig stillstehenden Dytiscen tagelang dauernd zu beobachten, wurden im Dezember fünf Aquarien reichlich mit Pflanzen versorgt und mit einem Dytiscus in jedem auf meinem Arbeitstisch angebracht. Zimmertemperatur 12—13°. Die Tiere waren des Nachts lebhafter als am Tage; dann stiegen sie ein bis zweimal in einer Stunde an die Oberfläche, um Luft zu schöpfen; D. punctulatus war lebendiger als D. dimidiatus und marginalis. Ein D. dimidiatus saß stundenlang vollkommen ruhig zwischen den Pflanzen versteckt. Dann sah ich plötzlich, wie das Tier die drei letzten Abdominalsegmente abwärts schlug. Über denselben lag eine sehr große Luftblase, die sich weiter in den Dorsalraum erstreckte; dieser stand einige Sekunden offen und wurde dann wieder geschlossen (Taf. VII, Fig. 43). Später sah ich mehrmals, besonders an D. dimidiatus diese eigentümliche Bewegung.

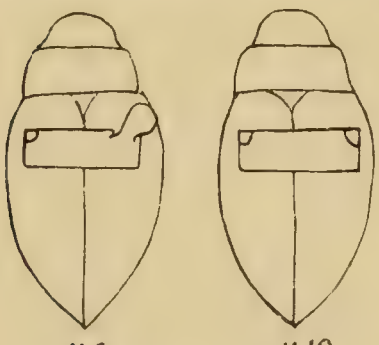
D. marginalis hatte in ähnlicher Weise lange auf dem Boden geruht; dann wurde sehr langsam eine große Luftblase halb ausgezogen und kurz nachher wieder eingezogen; im Laufe einer Minute wiederholte sich dieses siebenmal.

In den Monaten Oktober und November saßen die Männchen des schwarzbauchigen D. punctulatus tagelang auf dem Rücken des Weibchen. Dann und wann stiegen sie an die Oberfläche, wo wenigstens das Männchen sein Luftbedürfnis befriedigte. Gegen seine Frau war es aber nicht so chevaleresque; ohne Lufterneuerung wurde sie oft wieder in die Tiefe getrieben. An diesen sich in Paarung befindenden Weibchen sah man oft, wie eine Luftblase halb ausgestoßen wurde, eine Zeitlang an der Abdominalspitze sitzen blieb, und dann wieder eingezogen wurde. Der Prozeß geht nicht immer in regelmäßigen Intervallen vor sich, er ist oft leicht zu beobachten, oft kann man tagelang warten; oft haftet die längliche Luftblase mehr als eine halbe Stunde an der Spitze des Abdomens. Oft sieht man besonders bei dem schwarzen D. punctulatus, daß ein silberglänzender Luftstrich zwi-

schen den Elythren und dem Abdomen dem Wasser ausgesetzt sich befindet; oft aber fehlt er ganz.

Behandelt man im Spätherbst einen Dytiscus in der oben geschilderten Weise, daß man eine breite Spalte in die Elythren schneidet, und das Tier einige Tage in dem Aquarium gehen läßt, so wird man folgendes beobachten können. Das Tier steht regungslos auf dem Boden des Gefäßes. In der einen oder der anderen oberen Ecke der Spalten sieht man eine Luftblase erscheinen (Textfig. 3 *a* und *b*); sie wird dem Wasser einige Sekunden ausgesetzt und dann wieder äußerst langsam eingezogen; dies wiederholt sich etwa in einer Viertelstunde.

Wer Gelegenheit gehabt hat, diese Beobachtungen anzustellen, ist keinen Augenblick darüber in Zweifel, daß das Tier mit diesen Bewegungen bestrebt ist, die Luftmasse mit dem Wasser in Berührung zu bringen. Es ist eine naheliegende Vermutung, daß das regelmäßige Einziehen und Ausstoßen der Luftblasen doch in irgendeiner Weise für die Respiration von Bedeutung ist. Man darf wohl im allgemeinen annehmen, daß eine sauerstoffarme und an Kohlensäure reiche Luftblase, die in Berührung mit gutem sauerstoffhaltigem Wasser kommt, Sauerstoff aus dem Wasser aufnimmt, bis die Spannung ausgeglichen ist. Indem gleichzeitig die Kohlensäure abgegeben wird, wird die Luftmasse wieder respirabel. Die Bedeutung aller der obengenannten Beobachtungen ist damit sehr leicht begreifbar. Gleichzeitig versteht man nun auch andere Beobachtungen, die früher unbegreiflich waren; z. B. sobald das Wasser in den Aquarien trübe zu werden beginnt, steigen die Tiere sehr oft an die Oberfläche; ist es klar und rein, bleiben sie viel länger in den tieferen Schichten.



Textfig. 3.

Ist meine Auffassung richtig, dann wäre die Atmung im Winter folgendermaßen zu verstehen: die Tiere suchen sich, wie schon 1910 hervorgehoben, pflanzenreiche Teiche als Überwinterungslokalitäten auf. Hier überwintern sie und finden in nicht allzu strengen Wintern wahrscheinlich immer unter dem Eise die für ihre Respiration genügenden Luftquantitäten. Diese brauchen übrigens nur sehr klein zu sein. Wenn die Luft in dem Dorsalraum nicht mehr respirabel ist, wird sie nämlich wie im Sommer nicht abgegeben, sondern dem Wasser ausgesetzt und dann wieder respirabel. Wenn in langen und harten Wintern die Pflanzen beinahe alle eingegangen sind, das Phytoplankton ab-

nimmt und die ganze Tierwelt die Sauerstoffmengen beinahe aufgebraucht hat, kommt natürlich auch für die Dytiscen eine schlimme Zeit. Vielleicht fallen sie dann halb im Schlamm begraben in eine Kältestarre. Nach meinen Beobachtungen in Aquarien muß ich jedoch vermuten, daß diese nicht so bedeutsam ist, wie ich früher geglaubt habe.

Die hier ausgesprochene Ansicht, daß eine Luftmasse, deren Sauerstoff aufgebraucht ist, durch Oxydation bei der Berührung mit sauerstoffreichem Wasser wieder respirabel werden kann, habe ich schon lange gehegt. Zu meiner Verwunderung sah ich aber, daß diese Auffassung in der älteren entomologischen Literatur allgemein verbreitet war, um dann wieder bis 1910 gänzlich aus der Literatur zu verschwinden.

Zum erstenmal ist sie von Strauß-Durckheim (1828, S. 211) dargelegt. Später hat J. C. Schiödte sich ihr angeschlossen (1841, S. 407). In neuester Zeit hat Hagemann (1910, S. 373) diese Auffassung für die Notonecten bestimmt hervorgehoben. Er hat das auch mir wenigstens in den letzten 20 Jahren wohlbekannte Phänomen: daß die Corixen und Notonecten in regelmäßigen Intervallen die Lufthülle ihres Körpers mit den Hinterbeinen bestreichen, erwähnt; dadurch sollen sie frisches Wasser der Luftmasse zuführen. Ähnliche Bewegungen finden, soweit mir bekannt ist, bei den Dytisciden nicht statt.

Fernerhin darf wahrscheinlich hinzugefügt werden, daß die Hautrespiration eine viel größere Rolle spielt, als man früher gedacht hat. Auf der ganzen Rückenseite breitet sich nämlich ein sehr reiches System von äußerst fein verteilten Tracheen aus; etwas ähnliches findet auf der Bauchseite nicht statt. Diese Verhältnisse treten besonders bei den Cybistern sehr deutlich hervor; hier ist die Rückenhaut wahrscheinlich nicht viel dicker als auf einem Tracheenkiemenblatt einer Eintagsfliege. Von den Spirakeln gehen große Bündel von Tracheen unmittelbar unter die Haut. Den Gedanken, daß dieses Tracheennetz, besonders im Winter, wenn die Luftmasse dem Wasser ausgesetzt gewesen und wieder respirabel geworden ist, eine Rolle spielt, finde ich recht annehmbar.

II. Die Respiration der Larven.

Über die Respiration der meisten Dytiscidenlarven habe ich nur wenig zu bemerken; ich verweise hauptsächlich auf Portiers (1911, S. 225) Untersuchungen, die, was die Larven der Dytiscinae anbelangt,

viel neues gebracht haben. Es fehlt aber noch ganz eine genauere Untersuchung der Exspirationsluft. Über die Respiration der unter dem Eise überwinternden Ilybius- und Agabuslarven fehlen uns bisher alle Kenntnisse. Wir wissen nur, daß alle diese unterkompensierten Larven, die man im Winter unter dem Eise finden kann, in den Aquarien wenigstens drei Wochen ohne jeden Zutritt zu der Oberfläche leben können. Ich habe (1910, S. 467) darauf aufmerksam gemacht, daß die Ventralseite aller dieser Larven außerordentlich durchsichtig und weiß ist; ferner, daß ein Tracheennetz sich unter dieser Haut ausbreitet. Ich vermute, daß wir es hier mit Hautatmung zu tun haben. Es besteht ein großer Unterschied zwischen dem Tracheensystem einer an der Oberfläche atmenden Larve und einer solchen, die drei Wochen von der Oberfläche abgeschlossen gelebt hat. Die Haupttracheen der erstgenannten sind lufterfüllt, während sie bei der letztgenannten, so weit ich sehen konnte, leer waren; hier fand man nur in den äußersten Verzweigungen Luft. Das Tier wurde lebend unter Wasser disseziert, und die langen Tracheen wurden nicht beschädigt. Ob ich die Tiere im Wasser oder auf dem Lande hielt, sie starben, wenn man die hinteren Spirakel mit Vaseline fettete, immer ab, ein Ergebnis, daß ich mir nicht erklären kann. Weil man in der letzten Zeit Darmatmung beinahe bei allen im Wasser lebenden Insektenlarven beobachtet hat, glaubte ich lange, daß eine solche sich auch hier finden ließ. Weil das letzte Abdominalsegment immer stark chitinisiert ist, kann man an Larven, die sich lange nicht gehäutet haben, eine solche nie beobachten. Aber auch an Larven, die noch ganz weiß waren, und die sich eben gehäutet hatten, konnte ich keine Kriterien für eine Darmatmung finden.

Recht merkwürdig ist es, daß die meisten unter dem Eise überwinternden Larven im letzten Häutungsstadium mit offenen Seitenspirakeln den Winter zubringen. Viele Larven befinden sich jedoch, wenn die Teiche eisbedeckt werden, erst im zweiten Häutungsstadium, die Seitenspirakel sind dann geschlossen; ob sie den Winter überleben, weiß ich aber nicht.

Kapitel IV. Verwandtschaftsbeziehungen der Dytisciden biologisch beleuchtet.

Einleitung. — I. Die Larven. Die vier biologischen Larvengruppen: Die kriechenden, die schwimmenden, die schwebenden. Der Körperbau der vier Gruppen: Die Körperform; die Beine; die Cerci. Allgemeine Bemerkungen. — II. Die Imagines: Die Bewegungsweise der Agaben im Wasser und auf dem Lande; die der übrigen Dytisciden. Der Körperbau: Die allgemeine Form des Körpers, Schiödtes Auffassung. Die Hinterbeine. Die Vordertarsen der Männchen, die Skulptur der Elythren, die Spirakeln, die weiblichen Genitalien. — III. Resumée. Die seewärtslaufenden Entwicklungsreihen der Dytisciden.

Es ist ein allgemein angenommener Satz, daß die Dytisciden von Landkäfern und besonders von Laufkäfern abstammen; viele sehen in den an den Ufern größerer Seen lebenden Omophronarten, die allerdings, was die allgemeine Käferform anbelangt, Übereinstimmung mit den Dytisciden aufweisen, Übergangsformen. Daß die Entwicklung von Landformen zu solchen, die sich dem Wasserleben mehr und mehr angepaßt haben, gegangen ist, darf wohl als festgestellt angesehen werden. Es scheint aber, daß man bisher darüber nicht genügend klar gewesen ist, daß man sowohl in den Aufenthaltsorten und der Biologie als auch in der Organisation der Tiere viele Lebens- und Bauzüge noch nachweisen kann, die zweifellos als Reminiszenzen an das Landleben aufgefaßt werden können. Um dieses näher zu erläutern, werden wir erst die Larven und dann die Imagines erwähnen.

I. Die Larven.

Man gibt im allgemeinen an, daß die Dytiscidenlarven schwimmende Tiere sind; wie so oft, hat man Beobachtungen über eine einzige Larve, i. e. die von D. marginalis als allgemeine Regel für die ganze Abteilung gelten lassen. Es geht aus dieser Arbeit hoffentlich deutlich hervor, daß wir die Dytiscidenlarven in vier Gruppen, die grabenden, die kriechenden, die schwimmenden und die schwebenden einteilen können.

Zu der grabenden Gruppe gehört vorläufig nur die Noteruslarve. Siehe hierüber S. 54.

Zu den kriechenden Larven gehören sehr viele Hydroporen- und die meisten Agabuslarven. Auf ihren natürlichen Aufenthaltsorten, sehr nahe am Ufer kleinerer, seichter, pflanzenreicher Teiche leben sie ein beinahe vollständig kriechendes Leben; außerhalb des Wassers wandern sie sehr gut mit hoch über dem Boden getragenen Körper; ihre Stellung im Wasser ist horizontal wie die der Larve eines Laubkäfers; sie sind wie diese unterkompensiert und können nicht, wenn sie atmen

wollen, frei von der Oberfläche, abhängen. Nach der Überwinterung unter dem Eise findet man im Frühjahr die Larven zwischen dem dürren Laube oder nahe an den Ufern umherkriechen.

Die dritte Gruppe umfaßt andere Genera der Gruppen Colymbetini und Hydroporini, besonders mehrere unserer Rhantus-, Colymbetes- und Ilybiusarten, auch Hyphydrus ovatus. Alles was oben gesagt ist, paßt eigentlich auch auf diese Gruppe; es darf nur hinzugefügt werden, daß diese Tiere nicht allein kriechen, sie können auch schwimmen. Besonders in den letzten Häutungsstadien sieht man sie oft eine Art spielender Schwimmbewegungen ausführen; ruhen sie auf dem Boden, steigen sie oft in großen vertikalen Kreisen schwimmend an die Oberfläche. Sie entfernen sich viel weiter von dem Ufer, und haben oft ihre Heimat entfernt vom Lande in den Pflanzenteppichen, die die Oberfläche der Teiche decken.

Die vierte Gruppe umfaßt hier im Lande nur die Genera der Abteilung Dytiscinae (Dytiscus, Hydaticus, Graphoderes und Acilius, ferner Laccophilus). — Die Larven dieser Gruppe sind nie kriechende Bodentiere; sie sind alle treffliche Schwimmer; sie sind ferner in der Regel überkompensiert und imstande, die Luft der Tracheen in der Weise hydrostatisch zu verwerten, daß sie sich schwebend in den mittleren Wasserschichten halten können; dies gilt besonders den Aciliuslarven; ihr Körper ist oft fragezeichenähnlich gekrümmt und sie hängen, wenn sie atmen, frei von der Oberfläche herab; sie können große Sprünge machen. Auf dem Lande wandern alle diese Larven nur schlecht; der Bauch schleppt, besonders bei den Dytisciden und Acilien auf dem Boden. Frei von der Oberfläche abhängend können sie sich hier sowohl häuten als auch ihr Futter einfangen und aussaugen. — Wenn sie atmen wollen, steigen sie oft passiv vertikal zu der Oberfläche.

Biologisch lassen sich also unsere Dytiscidenlarven in einer schönen Entwicklungsreihe von grabenden und kriechenden über schwimmende zu schwebenden einreihen. Biologisch sind die zwei erstgenannten von vielen unter Steinen der Ufer lebenden Laubkäferlarven nicht allzu sehr verschieden. — Die grabenden waren bisher ganz unbekannt; die kriechenden nur sehr wenig bekannt; nur Brocher (1910, S. 35—37) hat sie näher erwähnt.

Es versteht sich von selbst, daß der Körper bei einem kriechenden Bodentier von ganz anderem Bauplan sein muß als der eines schwimmenden oder besonders eines schwebenden Organismus. Wir werden nun die Körperstrukturen der drei Gruppen ein wenig näher betrachten.

Taf. IX, Fig. 48 a—e. Zwischen den kriechenden und schwimmenden Tieren trifft man oft sehr breite, gedrungene Formen; überall ist der Thorax jedenfalls ebenso breit als lang, öfters viel breiter; bei Colymbetes beinahe zweimal so breit als lang. Bei den schwebenden ist der Körper immer schlank, der Thorax ist länger als breit, bei Acilius zweimal so lang als breit. Der Kopf ist bei den ersten zwei Gruppen oft von dem Prothorax ein wenig überdeckt und die Vorderecken des Prothorax sind häufig nach vorn ausgezogen; bei den schwimmenden steht der Kopf oft frei auf einer halsförmigen Erweiterung; freistehende Vorderecken des Prothorax fehlen ganz. Das Abdomen ist bei vielen der kriechenden und schwebenden gewiß schmal, doch findet man auch hier Arten mit breiten Abdomina, was man nie bei den schwebenden trifft.

Größere Verschiedenheiten im Bau der Antennen und Mundteile der drei Gruppen, wenigstens solche, die man in Verbindung mit der verschiedenen Lebensweise setzen kann, können vorläufig nicht angegeben werden. Über die Aciliuslarven siehe doch S. 52. Eine ausführlichere Untersuchung der Mandibeln bei den verschiedenen Larven, kombiniert mit Studien über natürliche Nahrung, würde sicherlich manches Interessante bringen können.

Auch was die Augen anbelangt, findet man im allgemeinen keinen größeren Unterschied; nur müssen die eigentümlichen, sehr großen, stark gewölbten Ocelli der Acilius- und Graphodereslarven hervorgehoben werden.

Die verschiedene Lebensweise der obengenannten vier Gruppen findet besonders ihren Ausdruck in dem Bau der Beinpaare und in den zwei letzten Abdominalsegmenten und ihren Cerci. Wir wollen erst die drei Beinpaare erörtern.

(Taf. IX, Fig. 47 a—k.) Betrachtet man die beigegebenen Figuren, so sieht man zunächst, daß die drei Beinpaare bei demselben Tier von beinahe ganz demselben Bau sind; die großen Verschiedenheiten, die man z. B. bei den Phyganeenlarven zwischen dem ersten und dem letzten Beinpaar findet, trifft man hier nicht; die Funktion der drei Beinpaare bei den Dytiscidenlarven ist auch, übereinstimmend mit dem normalen Bau, hauptsächlich dieselbe. Nur kann hervorgehoben werden, daß das erste Beinpaar immer das kürzeste ist.

Was die Beine der grabenden Gruppe anbelangt, verweise ich auf S. 56.

Beobachtet man nun die Beine der kriechenden Gruppe näher, z. B. die der meisten Hydroporen-, Agabus- und einigen Ilybiusarten, z. B. I. fenestratus, sieht man, daß es typische Kriechbeine sind; von den Femora an sind sie alle mit großen Dornen, die besonders an den

Rändern kräftig sind, versehen; die Klauen sind oft sehr groß, und über denselben stehen immer sehr starke Dornen; oft ist der Unterrand der Klauen kreneliert (nicht gezeichnet); das Tarsalglied trägt, besonders an den Vorderbeinen, eine mehr oder weniger hervorstehende Bürste.

Bei den schwimmenden Larven findet man im ganzen dieselben Verhältnisse; nur sind hier die Tibia und der Tarsus besonders der zwei letzten Beinpaare auf der unteren Kante mit langen Schwimmhaaren bedeckt; auch die Femora tragen solche, aber nur sehr wenige, oft nur in einer Anzahl von ca. 20. Übrigens treten die Schwimmhaare in dieser Gruppe in sehr verschiedener Anzahl und auf sehr verschiedenen Stellen auf; gemein ist nur die Regel, daß bloß der eine Rand, und wie ich weiß, immer der untere, mit Schwimmhaaren besetzt ist, daß Schwimmhaare auf den Femora nur spärlich auftreten, und daß den ersten zwei Beinpaaren solche ganz fehlen können. Am stärksten treten sie zwischen den von mir untersuchten Arten bei Colymbetes fuscus und einigen Rhantusarten auf. Die Bedornung der Beine ist hauptsächlich dieselbe, wie bei der vorigen Gruppe. Oft findet man auf dem oberen Rande der Femora einzelne sehr lange, biegsame Haare, die wahrscheinlich Fühlhaare sind. Daß eine Übereinstimmung zwischen dem Schwimmvermögen der Larven und dem Reichtum der Schwimmhaare besteht, ist wohl nicht von der Hand zu weisen.

Wenden wir uns nun zu der vierten Gruppe: Wir sehen hier, daß die Schwimmhaare nicht nur auf dem unteren Rande, sondern auch auf dem oberen auftreten. Sie bilden die Beine zu großen Flächen um. Bei Hydaticus ist die Bekleidung der Außenränder der Femora noch spärlich, und Schwimmhaare fehlen ganz auf der Innenseite des Tarsus; gleichzeitig sieht man, daß auch die Coxae und besonders die Trochanter mit einzelnen, weichen, langen Haaren besetzt sind. Bei Graphoderes sind die Verhältnisse in der Hauptsache wie bei Hydaticus. Bei Acilius und Dytiscus ist auch die innere Hälfte der Innenseite des Tarsus mit Schwimmhaaren besetzt, die äußere Hälfte trägt nur einen kurzen Bürstenbesatz. Besonders bei Dytiscus ist der Trochanter mit langen Schwimmhaaren versehen. Die ganze Bedornung der Beine ist schwächer und die Klauen sind nicht so groß. Von diesen Beobachtungen ausgehend, können wir nun hervorheben, daß die Entwicklung der Schwimmhaare und eine Reduktion des Borstenbesatzes, mit der Neigung von der kriechenden Bewegung zur schwimmenden überzugehen, teilweise auch mit der Fähigkeit Schwebestellungen einzunehmen, parallel läuft.

(Taf. IX, Fig. 49 a—k.) Wir gehen zu den zwei letzten Abdominalsegmenten und den Cerci über. Über die grabende Gruppe siehe S. 57. Bei der kriechenden Gruppe weicht die Behaarung der Abdominalsegmente, kleine nicht sehr hervortretende Borsten, nicht von der des übrigen Körpers ab. So sind die Verhältnisse bei den von mir untersuchten Hydroporen und Agabus; die Cerci sind von sehr verschiedener Länge, sie sind bei den Hydroporen mit einer Anzahl borstenähnlicher Haare bekleidet und enden mit 4—5 längeren Haaren. Bei den Agaben sind die oft sehr langen Cerci mit drei nahe am vorderen Ende sitzenden Haaren ausgestattet und enden mit ca. vier anderen; sonst sind sie kahl. Weder der Bau der Abdominalsegmente noch der der Cerci erlauben diesen Tieren sie als Schwimmorgane zu benutzen.

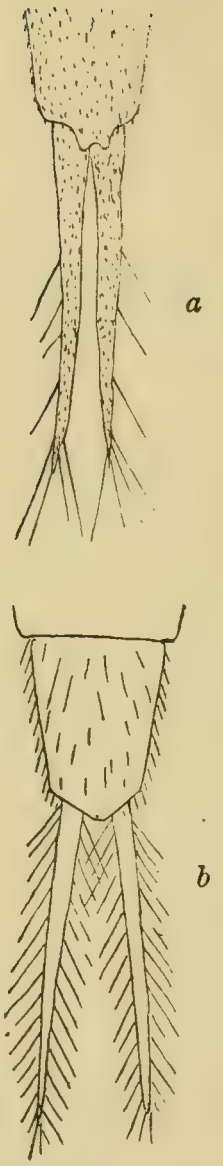
In der dritten Gruppe trägt das letzte Abdominalsegment außer den kurzen Borsten lange, weiche Schwimmhaare, die besonders längs der Seiten entwickelt sind. Auch sind die Cerci bald nur einseitig wie bei Ilybius fenestratus bald beiderseits mit weichen, biegsamen Schwimmhaaren besetzt. Die Anzahl dieser Haare ist aber nicht groß; sie überschreitet jederseits selten ca. 35. Bei Laccophilus sind die Cerci ungemein lang und mit unregelmäßig langen, spärlichen Borsten bekleidet. Daß wir es hier mit einem, wenn auch primitiven Schwebeapparat zu tun haben, ist wohl möglich.

In der vierten Gruppe ändern die Verhältnisse sich ganz; der ursprüngliche Borstenbestand verschwindet und von den Rändern der zwei letzten Abdominalsegmente geht ein Saum von langen Schwimmhaaren aus. Hier ist also nicht nur das letzte, sondern auch das vorletzte Abdominalsegment in den Dienst des Schwimmvermögens getreten, und die Bekleidung mit Schwimmhaaren ist streng auf die Seiten derselben beschränkt. So sind die Verhältnisse bei Hydaticus, Graphoderes, Acilicus und Dytiscus. Was die Cerci anbelangt, bleiben sie bei den drei erstgenannten entweder wie bei Acilius beinahe ganz kahl oder sind wie bei Hydaticus und Graphoderes mit sehr wenigen Haaren bekleidet; sie machen besonders bei den ersteren einen halb rudimentären Eindruck; sie stehen sicherlich nicht im Dienste der Lokomotion und haben nur die Bedeutung, die Larve während der Einnahme atmosphärischer Luft an der Oberfläche des Wassers zu stützen; bei den Dytiscuslarven aber sind auch sie mit langen Schwimmhaaren besetzt, und spielen hier sicherlich eine Rolle als Lokomotionsorgane. Bei dieser dritten Gruppe werden also die letzten Abdominalsegmente teilweise in Verbindung mit den Cerci durch eine Ausstattung von Schwimmhaaren in ein mächtiges Schwimmorgan ungeändert. Gleichzeitig vergrößern

die Haare die Oberfläche, wobei sie auch als Schwebeorgan Bedeutung bekommen. Wegen der großen Beweglichkeit zwischen den Abdominalsegmenten haben diese Larven in ihrem Schwanz auch einen vorzüglichen Springapparat, womit sie große Sprünge ausführen und plötzlichen Gefahren sich entziehen können.

Wir haben also nun konstatiert, daß wir zwischen den Dytiscidenlarven vier biologisch verschiedene Gruppen: die grabenden, die kriechenden, die schwimmenden und die schwebenden hervorheben können. Ferner, daß die Organisation sich mit Änderungen der Lebensweise abändert: breite abgeplattete Körper treten nur zwischen den kriechenden und langsam schwimmenden auf; der ursprüngliche Borstenbesatz der Beine der grabenden und kriechenden Gruppe macht den Schwimmhaaren der zwei anderen Platz, und diese bekleiden bei der letzten Gruppe die Beine fast völlig. Ebenso ändert sich, wie wir eben gesehen haben, die Beborstung der letzten Abdominalsegmente und der Cerci. Unzweifelhaft darf man in den kriechenden die primitiven, in den schwimmenden und schwebenden die abgeleiteten Formen sehen. Folgende Beobachtungen bekräftigen ferner diese Auffassung.

Textfig. 4 *a*, *b* u. 5 *a*, *b*. Hält man die Imagines in Aquarien, und läßt sie dort Eier legen, kann man große Mengen von Larven bekommen. Es zeigt sich dann, daß die Larven der schwimmenden Gruppe, selbst wenn sie als erwachsene schwimmen können und nahe an der Oberfläche leben, als eben ausgeschlüpfte durchaus kriechende Bodentiere sind, die keine andere Bewegungsweise haben als die kriechende. Die Larven der Ilybien, Colymbetes, Rhantus, Hyphydrus, die alle als erwachsene schwimmen, können, solange sie sich noch nicht gehäutet haben, gar nicht schwimmen. Zeichnet man die Larven in den verschiedenen Häutungsstadien, so zeigt es sich, daß den Beinen der letzten Abdominalsegmente und der Cerci Schwimmhaare völlig fehlen (vide auch Meinerts Figur von der eben ausgekrochenen Hyphydruslarve). Schon nach der zweiten Häutung treten die Schwimmhaare auf; die Tiere können sich nun von dem Boden heben, doch wird die Behaarung nur nach der dritten kräftig. Wir sehen also, daß die Larven dieser Gruppe während der Häutungen die Stadien ihrer Biologie und Organisation, auf der die Larven der ersten Gruppe stehen bleiben, durchlaufen. Die Larven der dritten (die schwebenden) sind dagegen schon von Anfang an mit der gleichen Schwimmhaarbekleidung, welche die älteren charakterisiert, ausgestattet, und sind ab ovo auch vollkommen schwimmfähig.



Textfig. 5 *a* u. *b*. *a* Cerci derselben Larve im ersten Larvenstadium, die Larve eben ausgekrochen. *b* Cerci derselben Larve nach zweiter Häutung.

Textfig. 4 *a* u. *b*. *a* Linkes Vorder-, Mittel- und Hinterbein von Colymbetes fuscus; erstes Larvenstadium; die Larve eben ausgekrochen. *b* Dieselben Beine derselben Larve nach der zweiten Häutung.

II. Die Imagines.

Es wäre gewiß unrichtig, die Imagines in vier den oben genannten Larven entsprechende Gruppen zu teilen. Alle unsere Imagines können schwimmen, und ob das Schwebevermögen bei einigen Arten besser entwickelt ist als bei anderen, wissen wir vorläufig nicht. Anderseits ist es ganz unzweifelhaft, daß wir auch zwischen den Imagines Arten finden, die biologisch den Laubkäfern viel näher stehen als andere.

Was besonders die Hydroporen, viele Agaben, Colymbetes und Ilybius anbelangt, haben wir es hier mit Arten zu tun, die als Imagines große Zeit als Landtiere leben; mehrere dieser Arten finden sich wahrscheinlich nur in den Monaten April bis Juni in dem Wasser (siehe hierüber S. 60). Ich habe Agabus guttatus zu Hunderten in Aquarien und Terrarien gehabt. Mit erstaunlicher Schnelligkeit laufen sie geschickt über den Boden. Was mir am meisten auffiel, war, daß der Körper während der Bewegung über den Boden gehoben war, und daß die Tiere die Hinterbeine beinahe wie die Laubkäfer gebrauchten. Diese Beine können nicht, wie sonst bei den Dytisciden, Bogen bilden; sie sind aber viel mehr gerade gestreckt, und überdies kann der Tarsus ein wenig auswärts gebogen werden; allerdings nicht so viel wie bei den Laubkäfern. Während des Ganges bewegten die Hinterbeine sich wechselweise, nur waren die Bewegungen vor- und rückwärts nicht so groß wie bei den Laubkäfern. Der Anblick einer Dytiscide, die während des Ganges auf der trockenen Erde den von den Gliedmaßen getragenen Bauch über die Unterlage erhebt, und die die Hinterbeine als Gangbeine brauchen kann, war für mich ebenso neu wie lehrreich. Im schroffen Gegensatz zu diesem Tiere stehen die großen Dytiscen, die Cybister und Acilien; besonders die letztgenannten sind auf dem Lande sehr unbeholfen; die Hinterbeine können gar nicht als Gangbeine gebraucht werden, nur mit den zwei ersten Beinpaaren können sie sich vorwärtshaken und während des immer wackelnden Ganges schleppt das Abdomen auf der Erde; einige Arten, z. T. die Acilien, besonders aber die Laccophilen, können, wie schon oben hervorgehoben wurde, größere Sprünge ausführen. Schon Needham and Williamson (1907, S. 477) geben an, daß die Agaben besser auf der Erde laufen als die Dytiscen usw. — Anderseits fühlen die Dytiscinae sich augenscheinlich viel mehr heimisch in dem Wasser als die früher erwähnten. Während die Colymbetinen und Agaben mit außerordentlich zahlreichen, schnell aufeinanderfolgenden Ruderschlägen, die immer wackelnde Schwimmbewegungen mit sich führen, schwimmen, bewegen die Dytiscinae sich

mit langen, regelmäßigen Ruderschlägen langsam gleitend durch das Wasser. Sie sind ferner imstande, viel länger an der Oberfläche zu hängen und verzehren, wenn sie frei von dieser herabhängen, oft ihre Beute, was die Agaben und Colymbetinen, soviel mir bekannt ist, nie tun. Besonders die Acilien findet man oft frei in der pelagischen Region kleiner Teiche und Seen an der Oberfläche umherschwimmen oder abhängen; hier sieht man aber nur sehr selten Repräsentanten der Colymbetinen und Agaben, die sich viel mehr zwischen den Pflanzen aufhalten.

Wir werden nun kurz die Organisation der Dytisciden betrachten. Die größere oder geringere Anpassung an das Leben im Wasser hat besonders zwei Bauverhältnisse: die allgemeine Körperform und die zwei hinteren Beinpaare geprägt.

Besonders die Erstgenannte ist von Schiödte (1841, S. 408) vortrefflich untersucht worden. Nachdem er bemerkt hat, wie vorzüglich der Körper wegen seiner mehr oder weniger niedergedrückten bootähnlichen Form, den scharfen Vorderrändern und dem zunehmenden Umfang von beiden Enden gegen den Punkt, wo die Hinterbeine befestigt sind, geeignet ist das Wasser zu durchschneiden, bemerkt er: „Je flacher der Rücken ist, so daß er dem vorbeiströmenden Wasser wenig Widerstand bietet, je gewölbter die Unterseite gleichzeitig ist, so daß sie, indem der Schwerpunkt in die Tiefe zu liegen kommt, die Stabilität erleichtert und verstärkt, je schärfer der Körper vorn ist, so daß er besser das Wasser durchschneiden kann, umsomehr wird die Sicherheit und Kraft des Schwimmens erhöht. Wenn dagegen die Oberseite mehr als die Unterseite gewölbt ist und der Kopf stumpfer, oder wenn ferner der ganze Körper sich der Kugelform nähert, umsomehr werden in demselben Grade die Schwimmbewegungen unsicher, unregelmäßig und rollend. Als Beispiele der ersten Disposition dienen die Laccophilen, die Acilien und Cybister, für die letzten die Hyphydren und Ilybien. Zwischen beiden Extremen stehen die Geschlechter der Dytiscus, Hydaticus, Colymbetes und die meisten Agaben.“ Dies ist alles vollkommen richtig. Eben bei den hohen Hyphydren und Ilybien treffen wir diese rollende unregelmäßige Bewegungsweise; es kostet diesen Tieren große Beschwerden zu schwimmen. Andererseits treffen wir die elegante, äußerst ruhige, gleitende, anscheinend ganz anstrengungslose Bewegungsweise bei den flachen Acilien und Cybister. Zwischen beiden stehen, wie auch Schiödte bemerkt, die Dytiscus, Hydaticus und Colymbetes. Obwohl es wahrscheinlich ist, daß die Dytiscinae die Exspirationsluft viel besser hydrostatisch ausnützen können als die Co-

lymbetini, kann dieses doch nicht direkt bewiesen werden; hier fehlen Untersuchungen des Tracheensystems.

Wundervoll sind die Hinterbeine ans Wasserleben angepaßt. Es ist allen Dytisciden gemeinsam, daß die Hinterhüften als Teile in dem Metathorax eingefügt sind. Obwohl man dieses eigentümliche Strukturverhältnis in verschiedener Weise erklärt hat, muß ich gestehen, daß seine Bedeutung mir nicht ganz klar ist. Wenn die Tiere übrigens ihre Hinterbeine vorwärts führen wollen, wenden sie die Kante vorwärts; dann werden die Füße und Schienen auf die Kante gestellt, und automatisch schlagen die Schwimmhaare aus, so daß die wirkende Fläche dabei vergrößert wird. Wenn die Beine dann wieder vorwärts geführt werden, fallen gleichzeitig die Haare zusammen. Auch dieses ist vollkommen richtig und viel ausführlicher von Schiödte dargestellt. Viel später finden wir ganz dieselbe Darstellung bei Miall, der Schiödte nicht gekannt hat. Man unterschätzt oft die Größe der Schwimmhaare, weil die Beine wahrscheinlich immer nach getrockneten Exemplaren gezeichnet werden. Einen Begriff von ihrer Größe bekommt man am besten, wenn man getötete Tiere im Wasser liegen läßt, bis sie halb verwest sind, und dann die abgeschnittenen Beine in Formalin konserviert. Es ergibt sich von selbst, daß, je länger die Beine sind, umso länger der Schlag wird, den die Tiere von vorne nach hinten führen können; dieses bedingt wieder die langen, ruhigen Ruderschläge. Es nähert sich auch, wenn die Tiere an der Oberfläche hängen, daß Aufhängungsdreieck viel mehr einem gleichschenkligen (siehe oben).

Die Beine sind entschieden am kürzesten bei den Halipliden und Colymbetinen, am längsten bei den Acilien. Die Schwimmhaare sind nicht so lang und nicht so zahlreich, oft fehlen besonders bei dem Weibchen die Schwimmhaare auf der unteren Kante, oft sind mehrere Tarsalglieder überhaupt ohne solche. Die breitesten Glieder und reichlichste Ausstattung mit Schwimmhaaren findet man bei den Dytiscinae und Cybister. Was die Klauen anbelangt, sind sie am besten und gleichartig bei den teilweise kriechenden Arten der Hydroporini und Agaben, merkwürdigerweise auch bei Dytiscus entwickelt; bei den Acilien, Ilybius und Colymbetes ist der eine mehr oder weniger verkümmert. Bei Cybister, der sich auch hier als der am meisten für das Wasserleben angepaßte zeigt, ist die eine Klaue vollkommen verschwunden, die andere zu einem spitzen Glied modifiziert.

Daß wir die für das Wasserleben am meisten abgeänderten Hinterbeine bei den Acilien und Cybistern, am wenigsten bei den Agaben und Hydroporen finden, ist sicher.

Wie oben hervorgehoben wurde, läuft die obere, nur selten die untere Kante in lange Dornen aus; diese im Zusammenhang mit den Tibialdornen bedingen das Springvermögen, wenn die Tiere sich auf dem Lande befinden. (Siehe hierüber S. 84).

Die mittleren Beinpaare helfen auch beim Schwimmen; sie werden besonders gebraucht, wenn die Tiere unterkompensiert sind und in horizontaler Lage vertikal aufwärts steigen wollen. Es sieht aus, als ob sie sich mit diesen Beinpaaren sozusagen aufwärts durch die Wasserschichten treten; gleichzeitig sieht man, daß die Hinterbeine von hinten nach vorne — im Gegensatz zu dem, was man während des Vorwärtsschwimmens bemerkt — bewegt werden.

Übrigens werden die Mittelbeine zusammen mit den Vorderbeinen als Kriechbeine gebraucht. Die starken Klauen werden von den eierlegenden Weibchen in dem Pflanzengewebe befestigt. Auf die Variation der Saugnäpfe der Männchen gehen wir hier nicht ein; ich verweise auf Chatanays schöne Untersuchungen. Wir heben nur hervor, daß die Vordertarsen bei den Colymbetinen, besonders bei den Agabus-Arten, nur wenig geändert sind. Die großen Saugnäpfe der Genera Hydaticus, Acilius, Dytiscus und Cybister finden sich hier nicht. Daß diese als eine Neuererwerbung, um der frei umherschwimmenden Weibchen habhaft zu werden und sie festhalten zu können, anzusehen sind, ist wohl unwidersprochen. Je mehr die Tiere sich von Pflanzen und Ufer emanzipieren, desto mehr modifiziert werden auch die Vordertarsen der Männchen.

Was ferner die Variation in der Skulptur zwischen den zwei Geschlechtern anbelangt, ist der Unterschied nach meiner Kenntnis immer am größten bei den Dytisciden und Acilien.

Es ist sehr bedauernswert, daß wir im Augenblick keine vergleichend-anatomische Untersuchung des Nervensystems, Verdauungskanals und Tracheensystems besitzen. Die Forscher haben hauptsächlich mit D. marginalis gearbeitet, und eben in der Kenntnis des Tracheensystems dieser Art sind sehr große Lücken. Wir können, was übrigens schon früher Chatanay u. a. hervorgehoben haben, nur bemerken, daß bei den Hydroporen und Colymbetinen, wenigsten bei denen, welche Böving und ich untersucht haben, die Abdominalspirakel 2—8 alle beinahe kreisrund und gleich groß sind. Bei den Dytiscinae aber sind die hinteren viel größer als die vorderen und zeigen sich dadurch für das Leben im Wasser, indem die Tiere bekanntlich eben durch diese Luft einschöpfen, viel besser angepaßt. Merkwürdigerweise

sind bei Cybister auch die zwei letzten Abdominalspirakel beinahe zirkelrund und klein (siehe übrigens Brocher 1911, S. 6).

Was die weiblichen Genitalien anbelangt, können wir aus Bövings Untersuchungen schließen, daß die am wenigsten modifizierten Verhältnisse bei Hydroporen und Hyphydren, ferner bei den Colymbetinen zu finden sind. Von hier aus haben die eierlegenden Teile des Geschlechtsapparats sich in zwei Richtungen entwickelt: teils als schneidende Instrumente, so daß die Eier in das Pflanzengewebe eingesenkt werden, teils als biegsame Legeröhren, die die Eier in Rissen und Spalten einführen können (Acilius).

III. Resumée.

Ein wie kleiner Bruchteil der ganzen Dytiscidenfauna der Erde die dänische Fauna auch ist, sie zeigt doch deutlich genug, welche Gruppen wegen ihrer Lebensweise und ihrer Bauverhältnisse ihren Stammgenossen, den Laubkäfern, mit ihrer terrestrischen Lebensweise am nächsten stehen. Wir treffen diese Tiere unter den Hydroporinen und Colymbetinen. Obwohl hauptsächlich Wassertiere, können sie doch lange auf dem Lande leben, rasch herumlaufen und vielleicht auch hier ihre Nahrung suchen. Die allgemeine Körperform, die Form und Struktur ihrer Hinterbeine, die wenig modifizierten Vorderbeine der Männchen, die geringe Verschiedenheit in der Skulptur zwischen den Geschlechtern, die wenig modifizierten eierlegenden Organe und Spirakel, endlich der Bau der Larven, die mit Gangbeinen ausgerüstet sind, deuten unzweifelhaft darauf hin, daß wir es hier mit den am wenigsten modifizierten Formen zu tun haben. Andererseits dürfen wir in den Dytiscinae und Cybistern wegen der flachen Körperform, den viel längeren Hinterbeinen, den stark modifizierten Vorderbeinen der Männchen, der oft großen Verschiedenheit in der Skulptur zwischen den Geschlechtern, den immer stark modifizierten eierlegenden Organen, endlich wegen des Baus der Larven, die für das Leben im Wasser am höchsten spezialisierten Formen sehen. Die Entwicklung von Land- zu Wassertieren hat mehrere, vielleicht viele Linien durchgemacht. Diese Linien sind ineinander gewoben. Mit einem Material, so klein wie das dänische, zu versuchen das Gewebe auseinanderzufädeln, wäre sinnlose Arbeit. Die primitivsten aller Dytisciden, die Pelobien Mittel- und Südeuropas, die Amphizoa Nord-Amerikas (Hubbard 1892, S. 193) fehlen ganz, die höchst spezialisierten, die Cybistern, sind sehr selten. Höchstens darf man vermuten, daß Dytiscus, Cybister und Acilius wahrscheinlich Endglieder solcher see-

wärts laufender Entwicklungslinien repräsentieren. Gleichartige Lebensbedingungen haben ihnen ein gewisses gemeinschaftliches Gepräge gegeben. Man hat sie deshalb, was sicherlich unrichtig ist, in eine Gruppe gestellt. In neuester Zeit ist besonders Chatanay hauptsächlich wegen des Baus der Vordertarsen der Männchen zu ganz denselben Resultaten gekommen.

Literaturverzeichnis.

Die mit * markierten Arbeiten, sind mir nicht zugänglich gewesen.

1905. **Abeille de Perrin,** Description d'un Coleoptère hypsogé francais. Bull. Soc. Entom. France, p. 225.

1909. **Alt, W.,** Über den Bau der Stigmen von Dytiscus marginalis. Zool. Anz., 34, S. 793.

*1878. **Andrews, W.,** Elytra of Dytiscus and Acilius. Psyche, 2, S. 126.

1893. **Auerbach,** Über merkwürdige Vorgänge am Sperma von Dytiscus marginalis. Sitzungsber. d. k. k. preuß. Akad. d. Wiss., 1. Halbj., S. 185.

1879. **Austin, E.,** Use of air bubbles carried by water beetles. Canad. Entom., 11, p. 176.

*1902. **Bade, E.,** Aus dem Leben des Gelbrandes. Blätter f. Aquarienkunde, Magdeburg, 13, S. 3.

1905. **Balfour Browne, F.,** A Study of the aquatic Coleoptera and their surroundings in the Norfolk broads district I. Transact. Norfolk and Norwich Naturalist. Soc., 8, p. 58.

1906. **Balfour Browne, F.,** Ibid. II, 8, p. 290.

1910. **Balfour Browne, F.,** The aquatic Coleoptera of the Mid-Ebrides. Ann. Scottish nat. Hist., p. 76.

1893. **Ballowitz, E.,** Zu der Mitteilung Auerbachs. Anat. Anz., 8, S. 505.

*1883. **Barbier,** On rearing larvae of Dytiscidae. Feuilles de Jeunes Naturalistes, 3, p. 103.

1910. **Bauer, A.,** Die Musculatur von Dytiscus marginalis. Zeitschr. f. wiss Zool., 95, S. 593.

1909. **Berlese,** Gli Insecti.

1893. **Bizzocero, G.,** Über die schlauchförmigen Drüsen des Magendarmkanals. Archiv f. mikr. Anat., 40, S. 325.

1909. **Blunck, H.,** Färbungsvariation bei Dytiscus marginalis. Zool. Anz., 34, S. 337.

1909. **Blunck, H.,** Regenerationsversuche an Dytiscus marginalis. Zool. Anz., 34, S. 172.

1898. **Bordas, L.,** Etudes des glandes defensives de quelques Coléoptères. Compt. rend. Acad. Sc., 126, p. 1824.

1899. **Bordas, L.,** Les glandes défensives ou glandes anales des Coléoptères. Annales de la Fac. des Sci. Marseille, 9, p. 205.

1900. **Bordas, L.,** Recherches sur les organes réproducteurs males des Coléoptères. Annales des sciences nat. Zool., 9, p. 283.

1906a. **Bordas, L.,** L'ampoule rectale des Dytiscides. Compt. rend. Soc. Biol. Paris, 61, p. 503.

*1906b. **Bordas, L.,** Les glandes défensives de quelques Coléoptères. Le Naturaliste, 27, p. 173.

1874. **Brischke, G.,** Ein summender Acilius sulcatus. Schriften d. naturf. Gesellsch. Danzig, N. F., 3, Nr. 6, S. 4.

1910. **Brocher, F.,** Les phénomènes capillaires. Leur importance dans la biologie aquatique. Annales de Biologie lacustre, 5, p. 1.

1911. **Brocher, F.,** Recherches sur la respiration des Insectes aquatiques adultes. Les Dytiscidés. Annales de Biologie lacustre, 4, p. 1.

1905. **Bruyant, C.,** Sur un mode particulière de locomotion de certains Stenus. Compt. rend. Hebd. des Sciences de la Soc. de Biologie, **II**, p. 102.
1909. **Bruyant, C.,** Le Massif de Mont dore. Annales de la Station Limn. de Besse, **I**, p. 162.
1882. **Buchanan White, F.,** Notes on the habits of Dytiscus lapponicus Gyll. The Scottish Naturalist., **6**, p. 145.
1882. **Burges, E.,** The structure of the mouth in the larva of Dytiscus. Proceed. Boston Soc. Natur hist., **21**, p. 223.
1872. **Cameron, P.,** Note upon Acilius fasciatus. Scottish Naturalist., **1**, p. 265.
1880. **Camerano, L.,** Richerche intorno alle solcature delle elitre dei Ditiscidi come carattere sessuale secondario. Atti Roy. acad. Torino, **15**, p. 531.
1886. **Cameron, L.,** Biological Notes: Abnormal Females of Acilius. Proc. Nat. Hist. Soc. Glasgow, **I**, p. 300.
1907. **Chatany, J.,** Sur le tarse de Cybistrides. Bull. Soc. entom. France, p. 191.
1910. **Chatany, J.,** Sur le tarse des Dytiscides; essay de morphologie comparée. Ann. soc. d. France, **79**, p. 395.
1906. **Chilton, C.,** Note on a water beetle found in Sea water. Trans. Proceed. New Zeel. Inst., **38**, p. 63.
1872—73. **Crotch,** Cybister: Stridulating organs confined to ♂.
1871. **Darwin, C.,** Descent of man 1871.
*1882. **Darwin, Y.,** Freshwater bivalves carried about by Dytiscidae. Northampton, Soc. **2**, p. 69.
1909. **Debaisieux, P.,** Les débuts de l'ovogénêse dans le Dytiscus marginalis. La Cellule, **25**, p. 205.
1752—1778. **De Geer,** Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes.
1904. **Deegener, P.,** Entwicklung des Darmkanals der Insekten während der Metamorphose. I. Cybister Roeselii. Zool. Jahrb., **20**, S. 499.
1910. **Deegener, P.,** Beiträge zur Kenntnis der Darmsekretion. II. Macrodytes. Archiv f. Naturg., **76**, S. 27.
1870. **Desmarest, E.,** Au sujet d'une note de M. Preudhomme de Borre sur les femelles à élytres lisses du Dytiscus marginalis. Annales Soc. entom. France, 4. Ser., **10**, p. XLIV.
1899. **Dierkx, F.,** Etude comparée des glands pygidiennes chez les Carabes et les Dytiscides. La Cellule, **16**, p. 63.
1881. **Dohrn, C. A.,** Hydaticus transversalis. Stettin. Entom. Zeitschr., **42**, S. 121.
1882. **Dohrn, C. A.,** Verspätete Galanterie (D. latissimus). Stettin. Entom. Zeitschr., **43**, S. 470.
1883. **Dohrn, C. A.,** Über Carabus cavernosus und Dytiscus latissimus. Stettin. Entom. Zeitschr., **44**, S. 127.
1884. **Dohrn, C. A.,** Über Dytiscus latissimus. Stettin. Entom. Zeitschr., **44**, S. 388.
1885. **Donavan, C.,** Dytiscus marginalis found in salt water. Entom. Month. Mag, **22**, p. 13.
1879. **Donckier de Doncell, H.,** Sur les moeurs de Colymbetes fuscus. Annales Soc. Entom Belge, **22**, C. R., p. 155.
1895. **Donisthorpe, H.,** D. marginalis ♀ with smooth Elythra. Entom. Month. Mag, **31**, p. 123.
*1880—1881. **Duda, L.,** Unsere Dytisciden. Programm d. K. K. Gymnasium in Pisek.
1898. **Du Bois Reymons,** Über die Atmung von Dytiscus marginalis. Arch. f. Anat. u. Phys., Abt. Phys., S. 378.
1824. **Dufour, L.,** Recherches sur les Carabiques. Ann. des scien. nat. 1re Ser., **3**, p. 218.
1884. **Dugès,** Métamorphose du Cybister fimbriolatus. Annales soc. entom. Belgique, **19**, p. 26.
*Escherich, K., Über die Begattungszeichen der Insekten. Soc. Ent., 8, S. 177.

1910. **Euscher, H.,** Das Chitinskelett von Dytiscus marginalis. Dissert. Marburg.
*1889. **Everts, E.,** Over gegroefde wijfjes von D. circumcinctus und circumflexus. Tijdsch. v. Entom. Nederl., **31**, p. LXXXV.
1860. **Faivre, E.,** De l'influence du système nerveux sur les mouvements respiratoires chez les Dytisques. Compt. rend., **51**, p. 530.
1862. **Faivre, E.,** Recherches sur les propriétés et les fonctions des nerfs et des muscles de la vie organique chez le Dytisque. Ann. des Scien. nat. Zool., 4. Ser., **17**, p. 329.
1864. **Faivre, E.,** Recherches éxperimentales sur la distinction de la sensibilité et de l'excitabilité dans les divers parties du système nerveux d'un insecte: le Dytiscus marginalis. Annales des Scien. nat., 5. Ser., **1**, p. 89.
*1882. **Fiori, A.,** Polymorphismo nella femmina del Dytiscus dimidiatus. Bull. Soc. entom. Ital., **13**, p. 274.
1883. **Fowler, W.,** Water-beetles guided to water by light and not by other senses. Entomologist., **16**, p. 286.
1907. **Friederich, A.,** Der Gelbrand als Fischräuber. Natur u. Haus, **16**, S. 74.
1884. **Frost, J.,** Water-beetles and light reflected by Glass. Entomologist., **16**, p. 286.
1897. **Gadeau de Kerville, H.,** Expériences physiologiques sur le Dytiscus marginalis. Bull. Soc. Entom. de France, p. 91.
1900. **Gadeau de Kerville, H.,** L'accouplement des Coléoptères. Bull. Soc. Entom. de France, p. 101.
1900. **Gahan, C. J.,** On Stridulating organs of Coleoptera. Trans. Entom. Soc. London, **33**, p. 2.
1887. **Gardner,** On the humming noise of Dytiscus marginalis. Proceed. entom. Soc. London, p. XXIV.
1901. **Giardina, A.,** Origine dell oocile e della cellule nutrici nel Dytiscus. Intern. Monat. f. Anat. u. Phys., **18**, p. 417—484.
1895. **Griffini, A.,** Quelques experiences sur la résistance à la submersion chez Hydrous flavipes. Miscell. Entom. (7), **3**, p. 1.
1896. **Griffini, A.,** Observations sur le vol de quelques Dytiscides. Turin. V. Fodratti & Lecco.
*1897. **Griffini, A.,** Sur les ailes des Haliplidae. Miscell. Entomol., **5**, p. 114.
1900. **Günther, E.,** Über die Puppe von Hydrophilus piceus, Cybister Roeselii und Dytiscus. Berlin. entom. Zeitschr., **42**, p. (12).
1900. **Günther, E.,** Notiz über Hydrophilus und Cybister (Ausfärbung). Berlin. entom. Zeitschr., **44**, p. (42).
1910. **Günther, E.,** Biologisches über Dytiscus marginalis. Berlin. entom. Zeitschr., **54**, p. 176.
1912. **Günther, K.,** Die Sehorgane der Larve und Imago von Dytiscus marginalis. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. C.
1910. **Günthert, T.,** Die Eibildung der Dytisciden. Zool. Jahrb., Anatom., **30**, S. 301.
1878. **Haase, B.,** Dytiscus sp. und Acherontia atropos auf dem Meere. Katters Entom. Nachrichten, S. 25.
1910. **Hagemann, J.,** Beiträge zur Kenntnis von Corixa. Zool. Jahrb. Anat., **30**, S. 373.
1890. **Hall, T. H.,** Dytiscus marginalis found in Gaswater. Entom. month. Mag (2), **11**, p. 110.
1878. **Haller, G.,** Kleinere Bruchstücke zur vergleichende Anatomie der Arthropoden. Archiv f. Naturgesch., **44**, p. 91.
*1894. **Harrington,** Deformation an den Antennen einiger Coleoptera. Canad. Entomologist., p. 86.
1907. **Haupt, H.,** Zur Biologie des Gelbrandes. Wochenschr. f. Aquarien- u. Terrarienkunde, **4**, S. 430 u. 441.
1907. **Henderson, W.,** Zur Kenntnis der Spermatogenese von Dytiscus marginalis. Zeitschr. f. wiss. Zool., **87**, p. 644.
1904. **Henneguy, L.,** Les insectes. Paris.

1902. **Hermann, W.,** Gelbrand, Wasserkäfer, Rückenschwimmer. Allgem. Fischerei-Zeitschr., 27, S. 6.
1895. **Saint Hilaire, K.,** Über die Entstehung des Eies bei Dytiscus. Compt. rend. Soc. imp. Nat. St. Petersbourg.
1910. **Holste, G.,** Das Nervensystem von Dytiscus marginalis. Zeitschr. f. wiss. Zool., 96, S. 419.
*1865. **Houghton, W.,** The great water-beetle Dytiscus marginalis. Intellectual observer, 6.
1892. **Hubbard, H. G.,** Notes on the larva of Amphizoa. Insect Life, 5, p. 19.
1876. **Isenschmid, M.,** Ein singender Dytiscus marginalis ♂. Entom. Nachr., 2, p. 121.
1908. **Issel, R.,** Sulla biologica termale. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., 1, S. 29.
1910. **Issel, R.,** La faune des Sources thermales de Viterbo. Intern. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., 3, S. 178.
1896. **Jakowlew,** Stridulating Cymatoptera. Horae Rossiae. 30, p. 181.
1903. **Jessen, K.,** Dytiscus marginalis bis zum fertigen Imago im Schul-Aquarium. Nerthus, 5, S. 273, S. 283.
1910. **Johansen, F.** and **Nielsen, I. C.,** The Insects of the Danmark Expedition. Danmark-Expeditionen til Grönlands Nordkyst 1906—1908, Bd. III, No. 2.
1870—1871. **Joseph, G.,** Über Dimorphismus des Weibchens von D. dimidiatus. 48. Jahresber. d. Schlesischen Gesellsch. f. vaterl. Kultur, S. 146.
1878. **Katter,** Waterbeetles imprisoned in frog spawn. Entom. Nachrichten, 4, S. 132.
1912. **Korschelt, E.,** Zur Embryonalentwicklung des Dytiscus marginalis. Zool. Jahrb., Suppl. 15, Bd. 2, S. 499.
1874. **Kraatz,** Ein Dytiscus-Bastard. Berlin. Entom. Zeitschr., 18, S. 293.
1879. **Laker, A. G.,** Humming of Acilius sulcatus and Colymbetes fuscus. Entomologist., 13, p. 21.
1910. **Lampert, K.,** Das Leben der Binnengewässer. Leipzig.
*1887—1888. **Landois,** Jahresber. zool. Sekt. d. westfäl. Prov. Ver., p. 36.
1880. **Leprieur, C.,** Note sur une femelle de Dytiscus marginalis. Ann. Soc. Entom. de France, Ser. 5., 10, p. CXXX.
1881. **Leprieur, C. E.,** Note sur les femelles de Dytiques. Ann. Soc. Entom. de France, 10, p. CXXX.
1901. **Levander, K. M.,** Übersicht der in der Umgebung von Esbo-Löfö im Meereswasser vorkommenden Tiere. Acta Soc. pro Fauna et Flora, Fenn., 20, Nr. 6, S. 1.
1859. **Leydig, F.,** Zur Anatomie der Insekten. Archiv f. Anat., S. 33.
1891. **Leydig, F.,** Zu den Begattungszeichen der Insekten. Arbeiten a. d. zool.-zootom. Inst. zu Würzburg, 10, p. 41.
1887. **Linell, M. L.,** Note on Dytiscus. Entom. Amer., 3, p. 37.
1871. **Lowne, B. T.,** On the so called suckers of Dytiscus and the pulvilli of Insects. Month. micr. Journal, 5, p. 267.
*1899. **Mansion,** Über die Einwirkung der Kälte auf Dytiscus marginalis. Insekten Börse, 16, S. 243.
1884. **Mc. Donald, G. L.,** Peculiar mistake of D. marginalis. Entomologist., 16, p. 263.
1887. **Mayet, V.,** Longévité d'un Cybister Roeselii. Ann. Soc. Entom. de France (6), 7, p. LXXXVII.
1907. **Megušar, F.,** Die Regeneration der Coleopteren. Archiv f. Entwicklungs-Mechanik, 25, p, 148.
1879. **Meinert, F.,** Om Mundens Bygning hos Larverne of Myrmeleontiderne Hemerobierne og Dytiscerne. Vidensk. Medd. fra den naturhist. Foren. 1879—80, p. 69.
1883. **Meinert, F.,** Spiracula cribraria et Os clausum. Videnskab. Medd. fra den naturhist. Foren. Köbenhavn, p. 68.
1893. **Meinert, F.,** Larverne af Slaegten Acilius. Overs. over Vidensk. Selsk. Forh. Köbenhavn, p. 167.

1897. **Meinert, F.,** Om Mundbygningen hos Insekterne. Overs. Danske Vidensk. Selsk., p. 299.
1901. **Meinert, F.,** Vandkalvelarverne (Larvae Dytiscidarum). Vidensk. Selsk. Skrifter Kōbenhavn. 6 R. nat.-mat. Afd., 9, p. 341.
1907. **Meissner, O.,** Freßlust eines Schwimmkäfers (Dytiscus marginalis). Entom. Wochenschr. Leipzig.
1908. **Meissner, O.,** Coleopterologische Miscellen. Entom. Blätter. Schwabach, 4, S. 141.
1909. **Meissner, O.,** Aus dem Leben eines Dytiscus circumcinctus. Entom. Blätter. Schwabach, 5, S. 97.
1895. **Miall, L.,** The natural history of aquatic insects. London.
1888. **Migula, W.,** Die Verbreitungsweise der Algen. Biolog. Centralbl., 8, S. 514.
*1878—1879. **Montandon, A.,** Cas de difformité d'un Dytiscus marginalis. Feuilles de jeunes natur., 9. Ann., p. 66.
1882. **Murtfeld, M.,** Descent of Dytiscus fasciventris during a shover. Americ. naturalist., 16, 600.
1894. **Nagel, W. A.,** Vergleichend physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruch- und Geschmacksinn. Bibl. Zool., 18.
1896. **Nagel, W.,** Über eiweißverdauenden Speichel bei Insekten (Dytiscuslarven). Biol. Centralbl., 16, S. 51.
1907. **Needham, J.** and **Williamson, H.,** Observations on the natural history of diving beetles. Americ. Nat., 41, p. 477.
1904. **Neureuter, F.,** Die Zweckmäßigkeit im Bau der Wasserkäfer. Natur u. Offenb., München, 50, S. 21.
1907. **Nielsen, I. C.,** The insects of East-Greenland. Meddel. om Grönland, 29, p. 365.
1910. **Norman, H. J.,** The behavior of Coleoptera in time of floods. Trans. entom. Soc. London, p. 4, p. 379.
*1912. **Oberle, E.,** Das Blutgefäßsystem von Dytiscus marginalis L.
*Parfitt, Ed., Musical powers of Agabus bipunctatus. Zoologist., 20.
1877—1878. **Passy, J.** and **P.,** Indigestion chez les Dytisques. Feuilles des jeunes naturalistes, 8, p. 64.
*1863. **Perkens, V. R.,** A curious habit of Agabus uliginosus. Trans. Tyneside Nat. Field Club, 5, p. 249.
*1902. **Pièrre** l'abbé, A propos de l'apprivoisement de Dytiscus marginalis. Rev. scient. Bourbonnais, 15, p. 60.
*1893. **Planet, L.,** Larve et nymphe de Dytique. Le Naturaliste, 15, p. 42.
1871. **Plateau, F.,** Un mot sur le mode d'adhérence des mâles des Dytiscides aux femelles pendant l'acte de l'accouplement. Ann. Soc. Entom. de Belgique, 15, p. 205.
1872. **Plateau, F.,** Resistance à l'asphyxie par submersion, action du froid, action de la chaleur, température maximum. Bull. Acad. roy. de Belgique, Ser. 2., 34.
1876. **Plateau, F.,** Note sur une sécretion propre aux Coléoptères, Dytiscides. Ann. Soc. Entom. de Belgique, 19, p. 1.
1884. **Plateau, F.,** Recherches expérimentales sur les mouvements respiratoires des insectes. Mém. de l'Acad. royale des sciences, p. 1.
*1900. **Pompilian,** Automatisme, période réfractaire et inhibition chez les insectes. Compt. Rend. 13. Congrés intern. Méd. Paris, Physiol., p. 99.
1905—1907. **Poppius, B.,** Kola-halfōns och Enare Lappmarks Coleoptera. Festschr. f. Palmén, Bd. II, p. 1.
1908. **Poppius, B.,** Über einige Varitionserscheinungen im männlichen Geschlecht bei Agabus arcticus. Medd. Soc. Fauna et Flora fennica, 34, p. 52.
1909. **Portier, P.,** Recherches physiologiques sur les insectes aquatiques. Compt. rend. des séances de la Soc. de Biol., 66, p. 343.
1911. **Portier, P.,** Recherches physiologiques sur les insectes aquatiques. Archives Zool. éxper., 5. Ser., 8, p. 90.

1906. **Poulton, E.,** Predaceous insects and their prey. Transact entom. Soc. London, p. 323.
1866. **Power,** Rediscovered or new British Coleoptera Entomologist., **3**, p. 79.
1868—1869. **Preudhomme de Borre, A.,** Notice sur les femelles à elytres lisses du Dytiscus marginalis. Annales Soc. entom. de Belge, **12**, 1868—69, p. 107; 1869—70, **13**, p. 13.
1887. **Preudhomme de Borre, A.,** Sur la larve du Dytiscus latissimus. Annales Soc. entom. de France, p. 15.
1908. **Prochnow, O.,** Die Lautapparate der Insekten. Verlag W. Junk, Berlin 1908.
1911. **Ramme,** Die Bedeutung des Proventriculus bei Coleopteren und Orthopteren. Zool. Anz., **38**, p. 333.
1881. **Raspail,** Erreurs des sens chez des Insects de la famille des Dytisciens. Bull. Soc. Zool. de France, **16**, p. 202.
1892. **Recker, H.,** Die Tonapparate der Dytiscidae. Archiv f. Naturgesch. **57**, p. 105.
1907. **Reclaire, A.,** Over de lewenswisze von Coelambus novemlineatus. Entom. Berichten, p. 193.
*1870—1871. **Régimbart, M.,** Observation sur la ponte du Dytiscus marginalis. Feuilles de jeunes naturalistes, **1**, p. 46.
1875. **Régimbart, M.,** Observations sur la ponte du Dytiscus marginalis et de quelques autres insectes aquatiques. Annales Soc. Entom. de France, 5. Ser., **5**, 201.
1877. **Régimbart, M.,** Recherches sur les organes copulateurs et sur les fonctions génitales dans le genre Dytiscus. Annales Soc. entom. de France, 5. Ser., **7**, p. 263.
1905. **Régimbart, M.,** Note sur le Dytiscus à femelles dimorphes. Bull. Soc. entom. de France, p. 254.
1867. **Reiche, L.,** Note sur un fait d'organisation remarquable dans la femelle du Dytiscus latissimus. Annales Soc. entom. de France, 4. Ser., **7**, Bull. p. III. — Saulcy, F., Remarques sur cette note, ibid., p. X.
1906. **Reuss, H.,** Die Fischfeinde aus der niederen Tierwelt. Allgem. Fischerei-Zeitg., S. 261, 288, 329.
*1879. **Ritzema, Bos. J.,** Een paar monstrositeiten by Insekten. Tijdschr. v. Entomol., **22**, p. 206.
*1881. **Roland,** Dytiscus marginalis and Acilius sulcatus voracity. Feuilles de jeunes Natur, **9**, p. 74.
*1905. **Roubal, J.,** Ein interessanter Fall von Rufino bei D. latissimus. Soc. ent., **20**, p. 17.
Rowe, W. J., Colymbetes fuscus infested by a fungus. Entomologist., **2**, p. 195.
1910. **Rungius, H.,** Über eine Besonderheit des Larvendarmes von Dytiscus marginales. Zool. Anz., **35**, p. 341.
1911a. **Rungius, H.,** Der Darmkanal des Imago und Larve von Dytiscus marginalis. Zeitschr. f. wiss. Zool., **98**, S. 179.
1911b. **Rungius, H.,** Über die physiologische Bedeutung des Kaumagens von Dytiscus marginalis L. Zool. Anz., **38**, S. 442.
1878. **Rye, E. C.,** Secretions of water beetles. Entom. Month. Mag, **14**, p. 232.
1888. **Rühl, F.,** Ein Beitrag zur Gattung Dytiscus. Soc. Entom., **2**, S. 70.
1880. **Sahlberg, J.,** Sur le dimorphisme de la sculpture chez les femelles des Dytiscides. Entom. Tidskr., **1**, p. 166.
1907. **Schäfer, F.,** Spermatogenese von Dytiscus. Zool. Jahrb., Abt. Anat., **23**, S. 535.
1909. **v. Scheidt, C.,** Zur Lebensweise der Dytisciden. Entom. Rundschau, **26**, S. 47.
1872. **Schiner, J.,** Eine Beobachtung aus meinem Aquarium. Verh. d. zool.-botan. Gesellsch. Wien, **22**, S. 75.
1841. **Schiödte, I. C.,** Danmarks Eleutherata. Köbenhavn.

1842. **Schiödte, I. C.,** Iagttagelser over Bygningen af det uparrede Svaelgnervesystem hos Acilius sulcatus. Naturhist. Tidskr., **4**, p. 104.
1864. **Schiödte, I. C.,** De Metamorphosi Eleutheratorum Oberservationes. 3. Raekke, **3**, p. 131.
1870. **Schiödte, I. C.,** Tillaeg til Danmarks Karaber og Dytisker. Naturhist. Tidskr., 3. Raekke, **6**, p. 402.
1871. **Schiödte, I. C.,** Tillaeg til Fortejnelsen over de i Danmark levende Dytiscer. Ibid., 3. Raekke, **7**, p. 539.
1883. **Schiödte, I. C.,** Spiracula cribraria-Os clausum: Lidt om naturvidenskabelig Methode og Kritik. Naturhist. Tidskr., 3. Raekke, **13**, p. 427.
1894. **Schlick, W.,** Biologiske Bidrag I. Entom. Meddelelser, **4**, p. 290.
1895. **Schlick, W.,** Biologiske Bidrag II. Entom. Meddelelser, **5**, p. 1.
1897. **Schlick, W.,** Biologiske Bidrag III. Entom. Meddelelser, II. R. **I**, p. 44.
*1901. **Schloemp, V.,** Der Gelbrandkäfer. Nerthus, **3**, p. 14.
*Scholz, Ancylus fluviatilis auf Dytiscus marginalis. Insekten-Börse, 21.
1905. **Schuster, W.,** Lebensweise der Wasserkäfer. Natur u. Haus, **14**, p. 48.
1878. **Sharp, D.,** Observations on the respiration action of the carnivorous water beetles (Dytiscidae). Journ. Proceed. Linnean. Soc. London, p. 161.
1882. **Sharp, D.,** Aquatic carnivorous Coleoptera or Dytiscidae. Dublin Royal Soc.
1896. **Sharp, D.,** Über die Flügel von Dytiscus latissimus und Cybister Roeselii. Trans. entom. Soc. London, p. VIII.
1883. **Sharp, D.,** Longevity in a beetle (Dytiscus Roeselii). Entom. Month. Mag, **19**, p. 260.
1899. **Sharp, D.,** Insects. London.
1909. **Solowiow, P.,** Zum Bau des Verschlußapparates der Stigmen bei den Insekten. Zool. Anz., **34**, S. 793.
1910. **Solowiow, P.,** Zur Kenntnis des Baues der Stigmen bei den Insekten. Zool. Anz., **35**, p. 577.
1906(?). **Sopp, E.,** Note on the birth and infancy of Dytiscus punctulatus. 29 ann. Rep. Proc. Lancashire Cheshire entom. Soc., p. 50—57.
1906? **Sopp, E.,** Some british diving bretles. Science Gossip, **7**.
1888. **Sparre-Schneider, J.,** Oversigt over de i Norges arktiske Region hidtil fundne Coleoptera. Tromsoes Museums Aarshefter, **11**, 1888, p. 81,
1874. **Stein, F.,** Vergleichende Anatomie und Physiologie der Insekten I.
1828. **Strauß-Durckheim, H.,** Considerations generales.
1905. **Tunner, K.,** Die Morphologie des männlichen Geschlechtsapparates und der osmotische Druck des Blutes von Cybister. Allat. Közlem. Budapest, **4**, p. 14.
1910. **Törne, O.,** Die Saugnäpfe der männlichen Dytisciden. Zool. Jahrb., **29**, Anat., p. 415.
1903. **Ulmer, G.,** Über Wasserkäfer und ihre Entwicklung. Nerthus, **5**, p. 71 und 89.
*1898. **Wachsmann, F.,** Wohltat bei Tieren. Rovart Lapok, **5**, p. 148.
1902. **Wanke,** Unser gefährlichster Brutschädling Dytiscus marginalis. Allgem. Fischerei-Zeitschr., **27**, S. 340.
1904. **Wanke,** Zur Lebensweise des Gelbrandes. Allgem. Fischereisch., **31**, S. 310.
1900. **Weber,** Brutpflege von Dytiscus circumcinctus. Ill. Zeitschr. f. Entom., **5**, S. 168.
1908. **Wendisch Buchholz.**
1908. **Wesenberg-Lund, C.,** Die litoralen Tiergesellschaften unserer größeren Seen.
1908. **Wesenberg-Lund, C.,** Planktoninvestigations of the Danish Lakes. Copenhagen, Vol. II.
1911. **Wesenberg-Lund, C.,** Über die Respiration bei unter dem Eise über-

winternden luftatmenden Wasserinsekten, besonders der Wasserkäfer und Wasserwanzen. Internat. Revue, 3, S. 467.
1843. **Westwood, J.,** Description of a case of monstrocity occurring in a specimen of Dytiscus marginalis. Trans. entom. Soc. London, 3, p. 203.
1842. **Westwood, J.,** Introduction to a classification of insects.
1886. **Will, L.,** Oogenetische Studien. I. Die Entstehung des Eies von Colymbetes fuscus. Zeitschr. f. wiss. Zool, 43, S. 329.
1902. **Voinow,** La spermatogenes chez le Cybister Roeselii. Arch. Zool. exper., 4. Ser., 1, p. 173.
1895—1898. **Xambeu, V.,** Moeurs et métamorphoses des Insectes.
*1906. **Zaitzew, P.,** Notizen über Wasserkäfer. Rev. russe entom. St. Petersbourg, 6, p. 170.
*1908. **Zaitzew, P.,** Quantitative und qualitative Zusammensetzung der Wasserkäferfauna eines Tümpels zu verschiedenen Jahreszeiten. Rev. russe entom. St. Petersbourg, 8, S. 66.
1900. **Zschokke, F.,** Die Tierwelt der Hochgebirgsseen. Denkschr. d. Schweiz. naturf. Gesellsch., 37.

Figurenerklärung für Tafel I—IX.

Tafel I.

Fig. 1. Eier von Colymbetes fuscus auf Glyceria.
„ 2. „ „ „ „ „ Phragmites.
„ 3. „ „ „ „ „ Hypnum.
„ 4. „ „ Agabus sp. in Hypnum.
„ 5. Blatt von Hypnum mit dareinlegenden Ei von Agabus.
„ 6. Ranunculus lingua; die drei letzten Stengelglieder mit Narben von Agabus sp. veranlaßt.
„ 7. Derselbe von innen, so daß man die Eier sieht.
„ 8. Stengel von Potamogeton natans mit darin versenkten Eiern von Ilybius fenestratus.
„ 9. Irisblatt mit Eilogen von Dytiscus sp.; von der Seite gesehen.
„ 10. Dasselbe von der Kante gesehen.
„ 11. Typhablatt; die Eilogen geöffnet, so daß man die Eier sieht.
„ 12. Alismablattstiel mit Narben von Hydaticus.
„ 13. Dieselbe, so daß man teils die Narben in Längeschnitt, teils die Eier sieht.

Tafel II.

„ 14. Kriechender Larventypus: Agabus sp.
„ 15. Schwimmender Larventypus: Colymbetes fuscus.
„ 16. Schwebender Larventypus: Dytiscus sp. von der Seite gesehen.
„ 17. Dasselbe von vorn, mrk.: die Schwebestellung der Beine.
„ 18. Schwebende Larventypus: Acilius sulcatus schwebend in den mittleren Wasserschichten stehend.

Tafel III.

„ 19. Larve von Noterus sp. von oben; Kriechstellung,
„ 20. Larve von Noterus sp.; die eine halb im Schlamm begraben. *a* Wasseroberfläche.
„ 21. *a* Mandibel von Noterus sp.
b Mandibel von Acilius sulcatus.
c Mandibel von Dytiscus sp.
„ 22. Noterus sp. Letztes Abdominalsegment mit Cerci (ausgesperrt).
„ 23. *a* Noterus sp. Vorderbein.
b Noterus sp. Mittelbein.
c Noterus sp. Hinterbein; die eine Klaue hinter der anderen verborgen.
d Noterus sp. Klauen, stärker vergrößert.

Tafel IV.

Erklärung siehe die Tafel.

Tafel V.

Fig. 26. Aciliuseier auf der Unterseite von Baumrinde angebracht.
„ 27. Acilius sulcatus nest.; Eier in Hypnumpolstern gelegt.
„ 28. Eier von *a* Colymbetes; *b* Agabus; *c* Ilybius; *d* Hydaticus; *e* Acilius; *f* Dytiscus.
„ 29. *a* Agabus in der Oberfläche hängend; die Hinterbeine nach hinten gestreckt; *b—d* Aufhängungsdreieck von Colymbetes, Dytiscus und Acilius; die drei Aufhängungspunkte sind markiert und Hinterbeine vorwärts gestreckt.

Tafel VI.

„ 30. Colymbetes fuscus
„ 31. Dytiscus sp.
„ 32. Acilius

} von der Seite an der Oberfläche aufgehängt gesehen; die schwarze Linie markiert die Wasseroberfläche, die Hinterbeine bei Acilius sind weiter vorwärts geführt als bei Colymbetes.

„ 33. Agabus guttatus, *a* wie ein Laubkäfer spazierend; *b* an die Oberfläche aufgehängt; die Hinterbeine nach hinten gestreckt.
„ 34 *a—d*. *a* ein glattes Weibchen, *b, c, d* ein gefurchtes von D. marginalis in der Oberfläche horizontal fließend. Siehe Text S. 76.
„ 35. Linke Deckflügel von Dytiscus latissimus.

Tafel VII.

„ 36*a*. Hinterbein von Acilius sulcatus; die Schwimmhaare ausgeschlagen; 36*b* abwärts geschlagen, so daß die Dornen in Funktion treten können und die Beine als Sprungbeine gebraucht werden.
„ 37. Hinterbein von Laccophilus, zeigt die eigentümliche Form der Tarsalglieder und die aufgeblähten Tracheen.
„ 38. Colymbetes fuscus
„ 39. Dytiscus
„ 40. Acilius sulcatus

} von vorn gesehen an der Oberfläche aufgehängt.

„ 41 *a, c*. Hyphydrus ovatus mit Luftkugel oberhalb des Körpers; von der Seite und von vorn gesehen; in *b* ohne Luftkugel; man sieht die kleine Aushöhlung worin die Kugel liegt.
„ 42. Dytiscus atmend in der Oberfläche mit dem Dorsalraum weit geöffnet hängend.
„ 43. Dytiscus sp. im Winter seine Luftmasse oxydierend.
„ 44. Laccophilus hyalinus; Luftkugel an der Spitze hinter dem Körper.

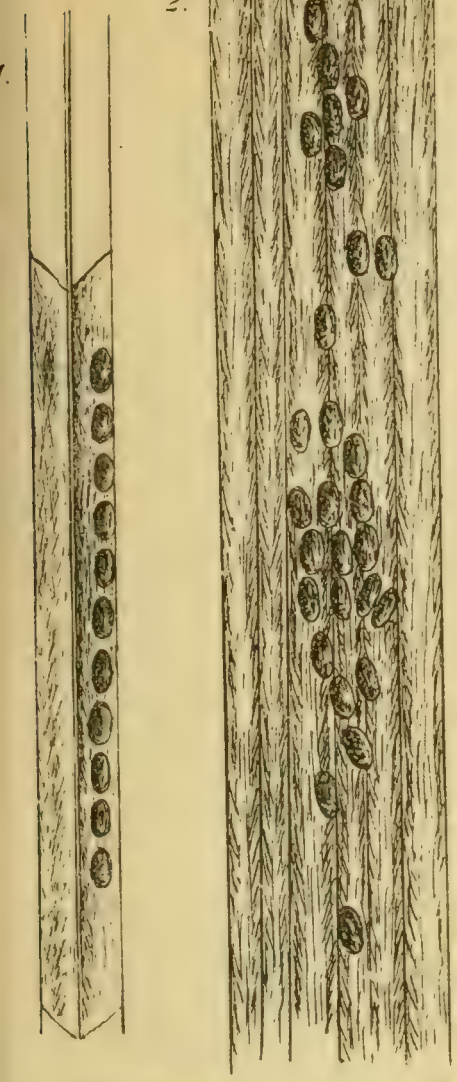
Tafel VIII.

„ 45. Photo eines Birkenstammes von oben gesehen; der Stamm ragt aus dem Wasser heraus; die Rinde ist entfernt; die weißen Flecken auf dem Stamm sind die Aciliuseier.
„ 46. Die Eierhaufen vergrößert; die Konturen der einzelnen Eier auf dem Photo schwach aufgezogen.

Tafel IX.

Erklärung siehe die Tafel.

Notiz: Eine Zusammenfassung der Resultate dieser Arbeit (in englischer Sprache) erscheint im nächsten Heft des Hauptbandes.



2.

3.

4.

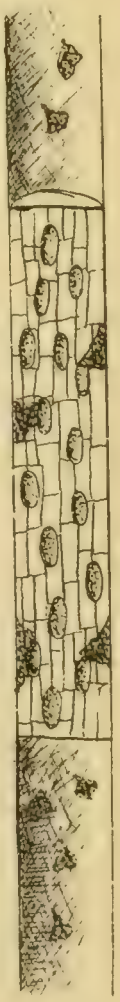
8.

9.

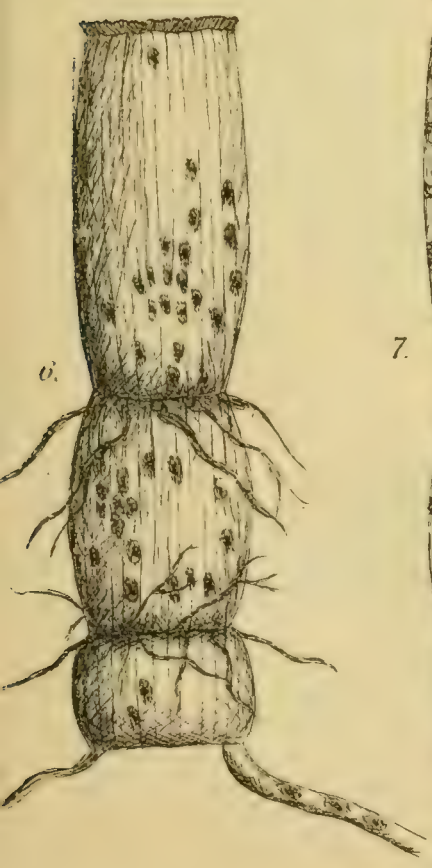
5.

12.

13.



6.

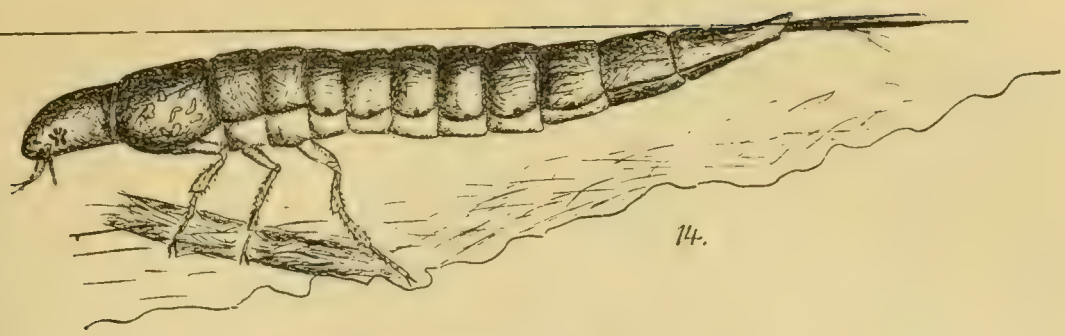


7.

10.

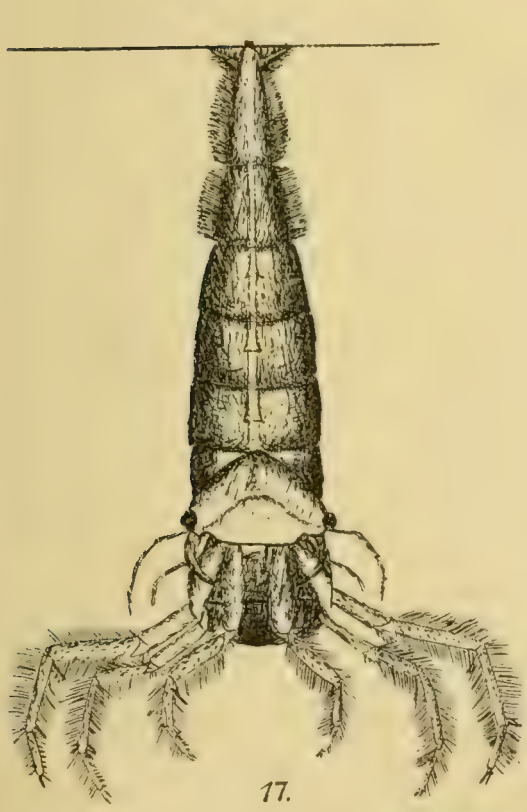
11.

Wesenberg-Lund del.

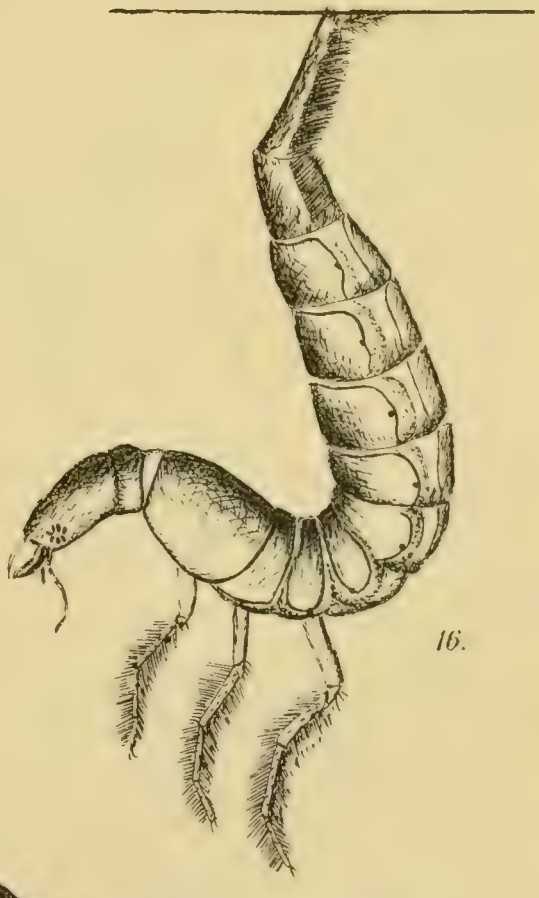


14.

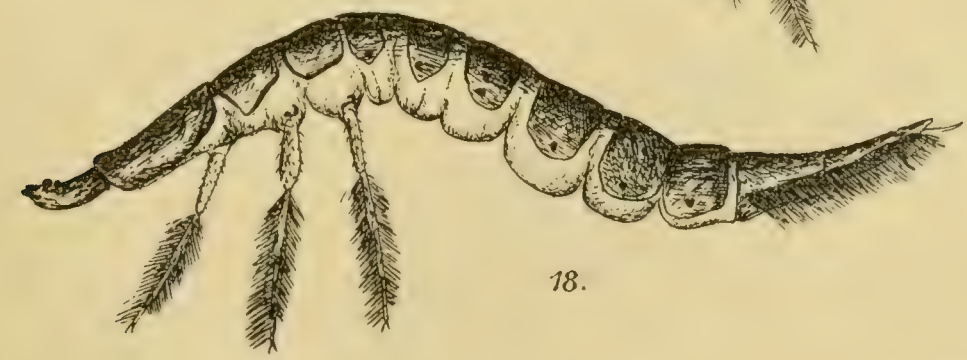
15.



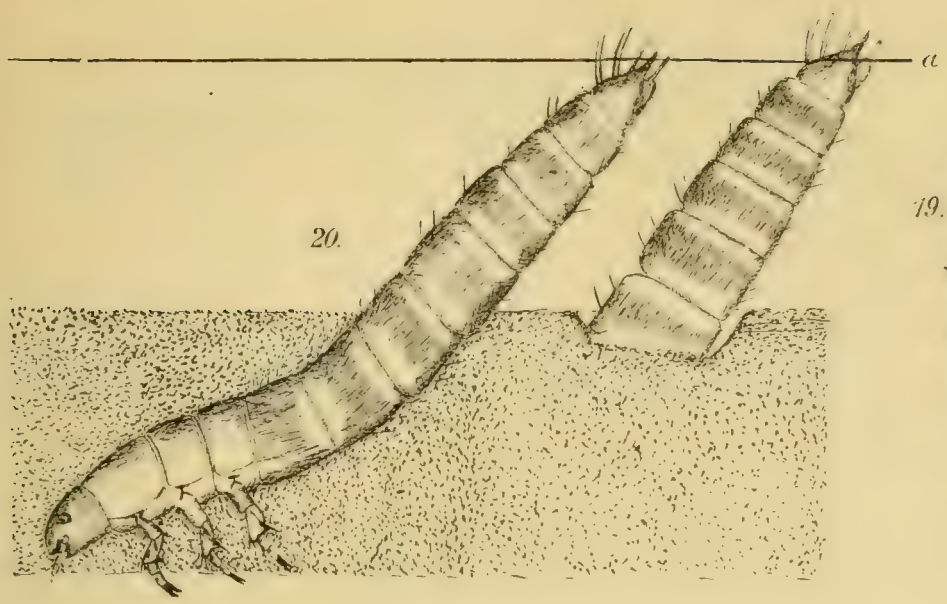
17.

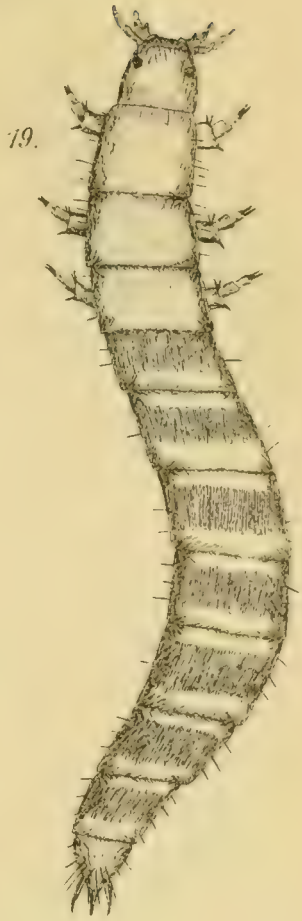


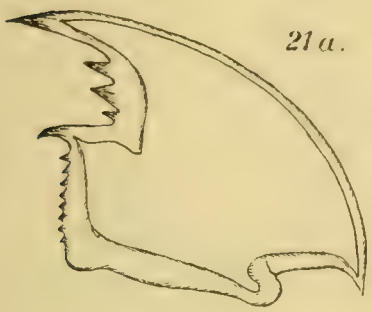
16.

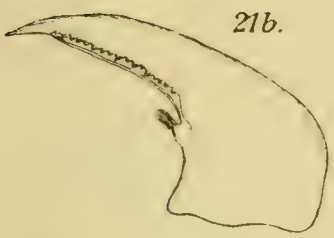


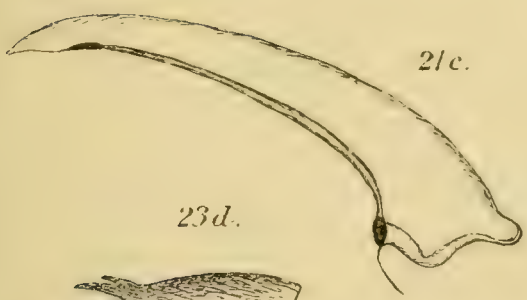
18.

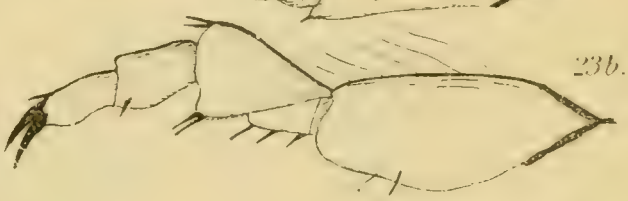




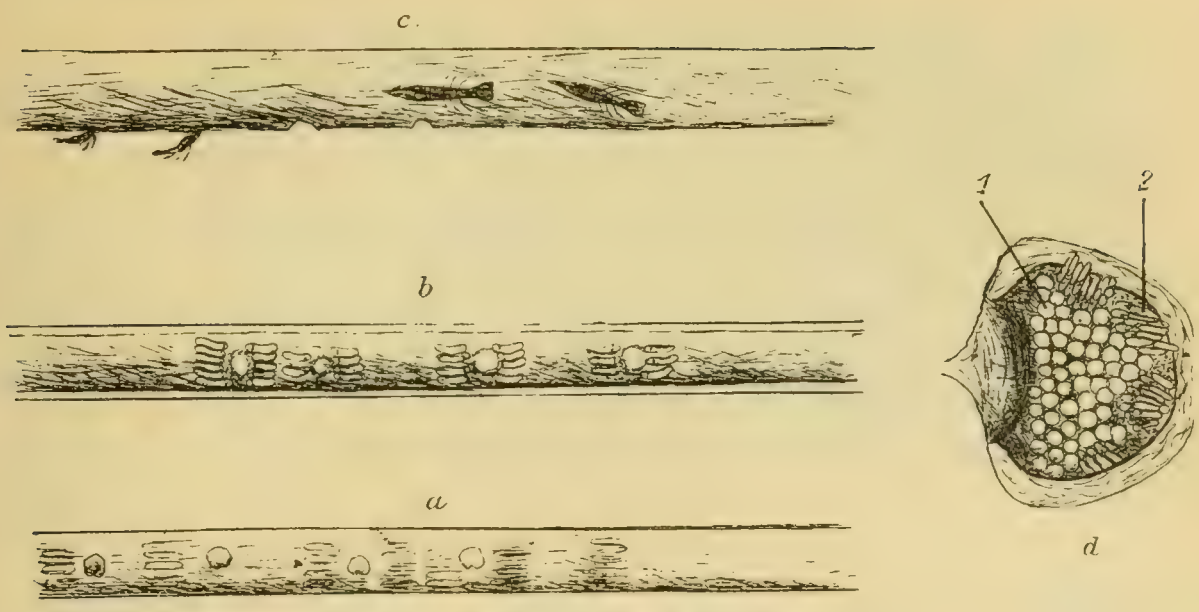






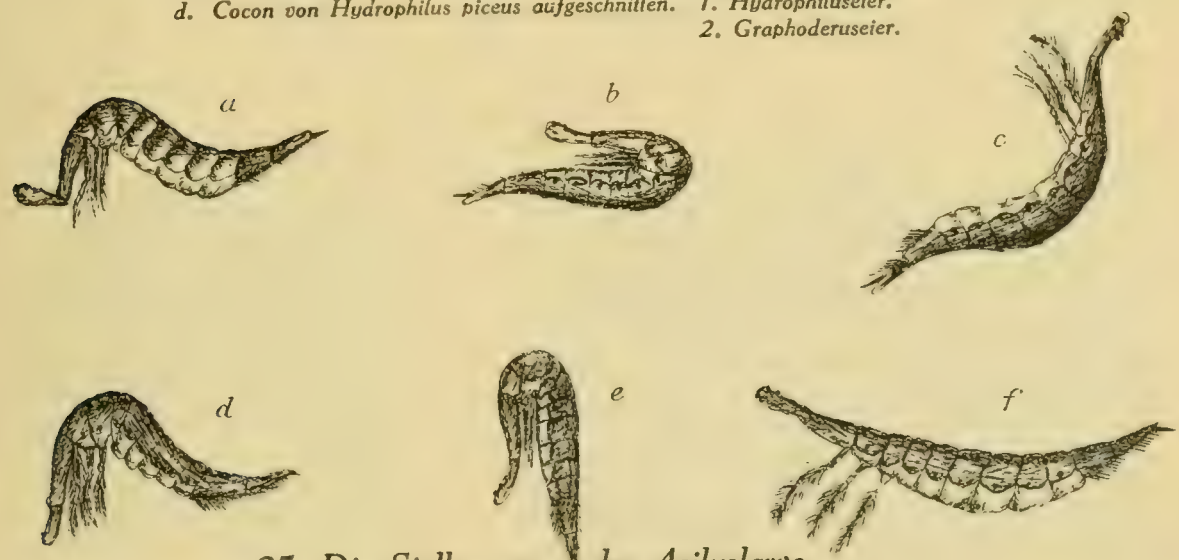


Bein 1—3 von der Noteruslarve.



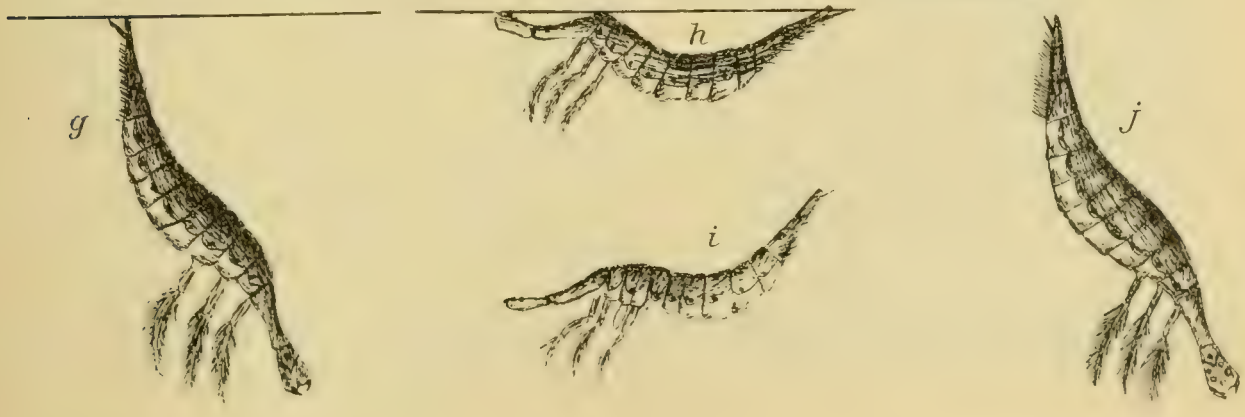
24. Graphoderus bilineatus.

a. b. c. Hottoniastengel mit Eiern und Larven. a. Die Eier schimmern durch.
b. Der Stengel ist aufgeschnitten. c. Stengel mit auskriechenden Larven.
d. Cocon von Hydrophilus piceus aufgeschnitten. 1. Hydrophiluseier.
2. Graphoderuseier.

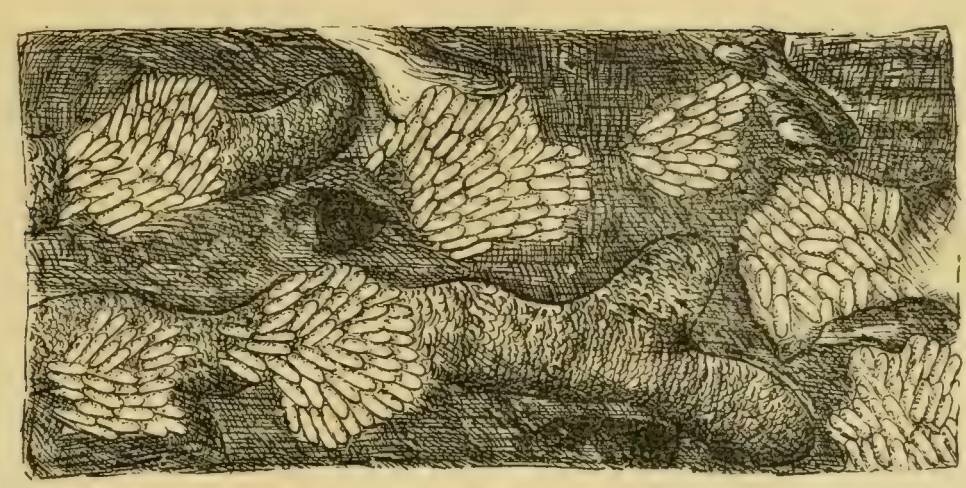


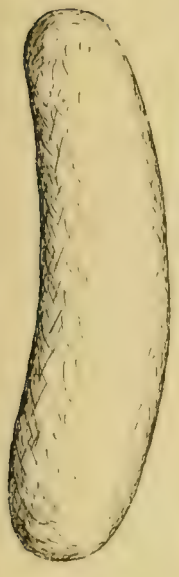
25. Die Stellungen der Aciluslarve.

a.—f. Verschiedene Stellungen die das Tier während des Sprunges einnimmt.
a. gleichzeitig die wenn es eine Beute erhaschen will. g. h. die zwei Atmungsstellungen an der Oberfläche des Wassers. i. typische Stellung des langsamen Vorwärtsschwimmens.
j. Schwebestellung.



26.





f

e

d

28.

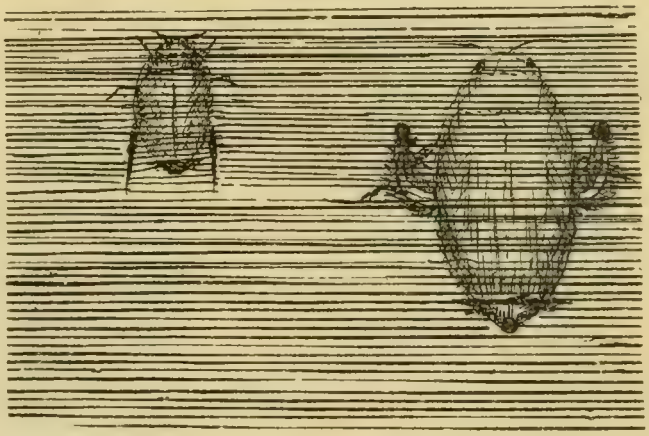
c

b

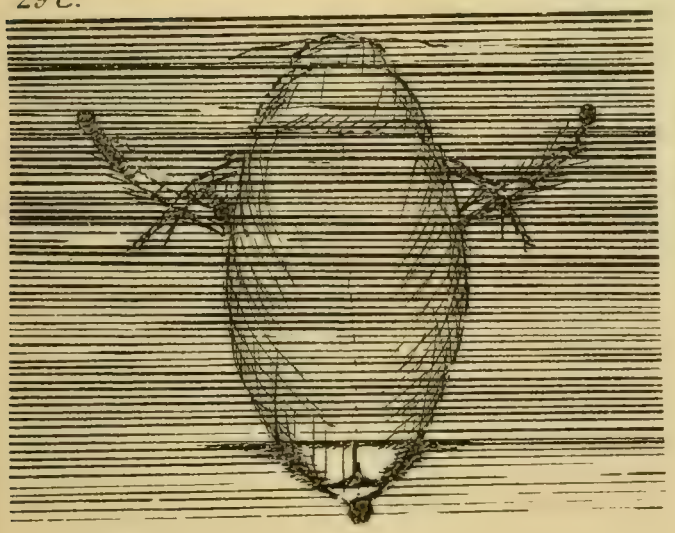
a

27.

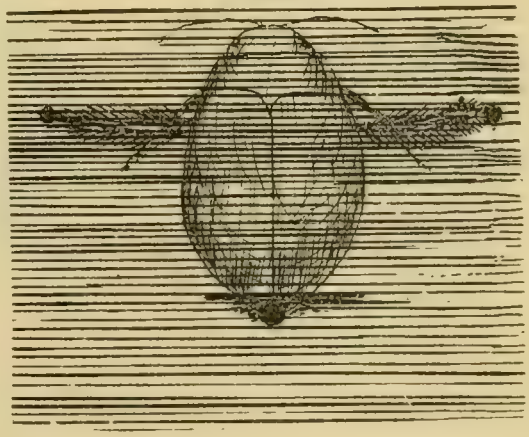
29 a-b.

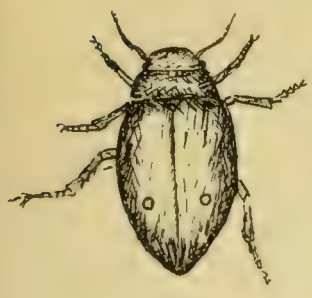


29 c.



29 d.

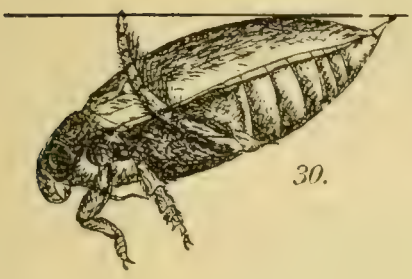




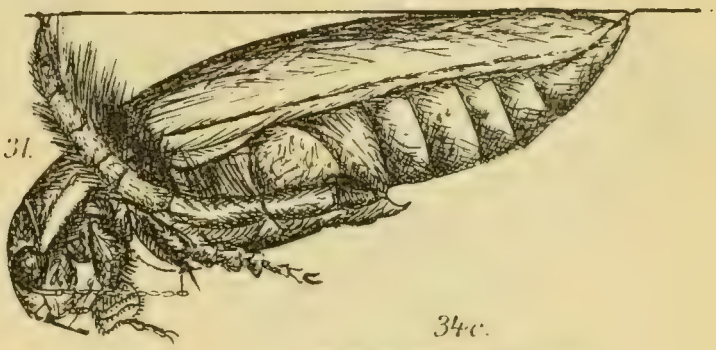
33a.

33b.

32.

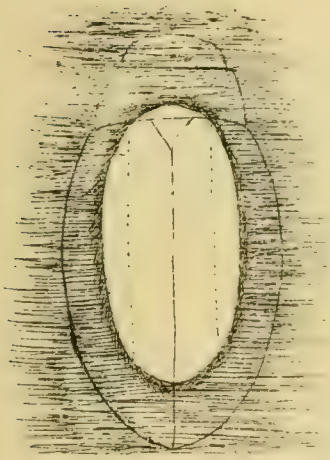


30.

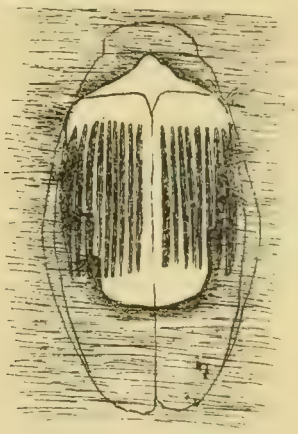


31.

34a.



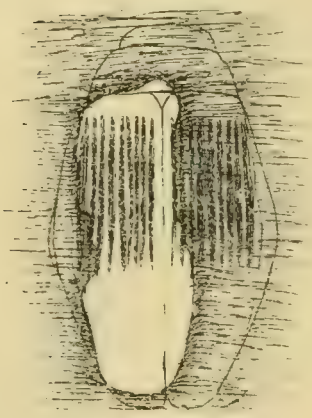
34c.



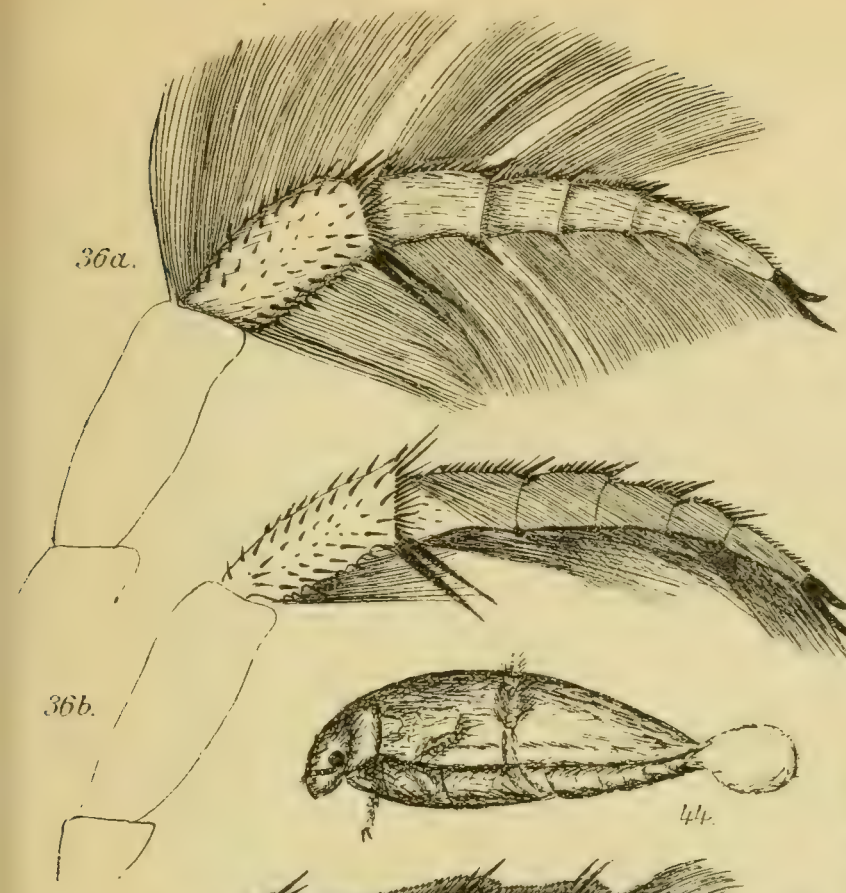
35.

34b.

34d.



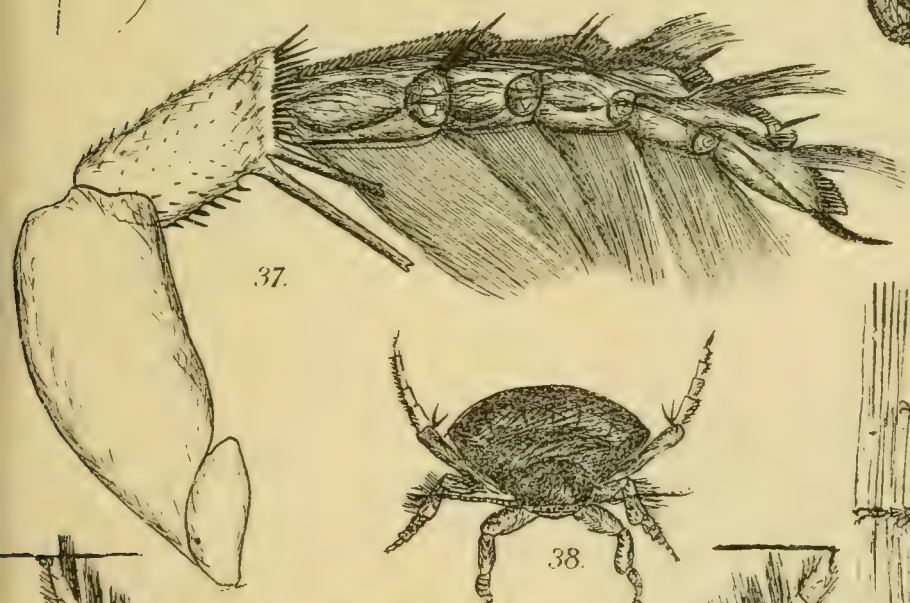
Wesenberg-Lund del



36a.

36b.

44.



37.

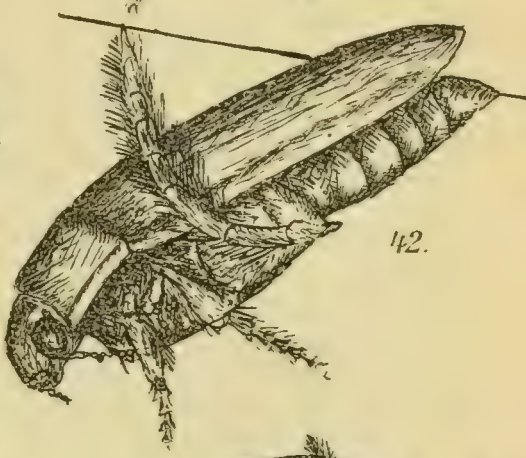
38.

39.

40.

41c.

41a.



42.

41b.

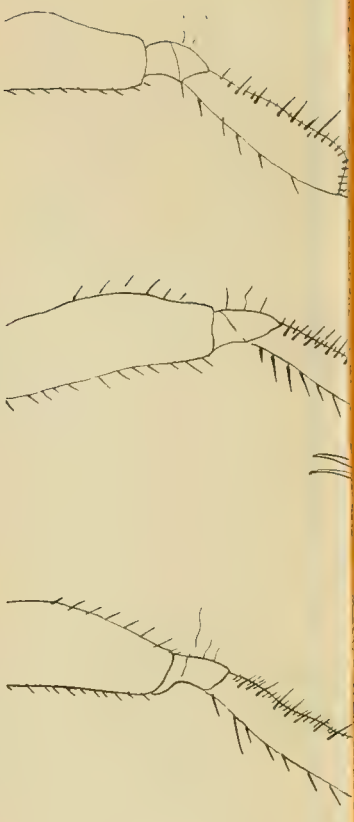
43.

Wesenberg-Lund del

Fig. 45.

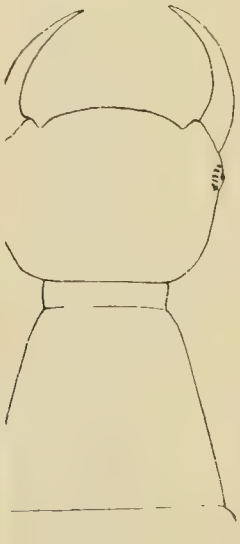
Fig. 46.

k



b

er Larve von *a* Agabu
i Dytiscus. *j* Acilius
z damit die Schwimmha
Kriechbeinen in Schv



c

ydaticus, *c* Dytiscus,
er wird, je schmäler wir

lag von Dr. Werner Klinkhardt, Leipzig.

Fig. 18a. c Kopf und Prothorax von a Colymbetes, b Hydaticus, c Dytiscus, d Graphoderes, e Acilius. Je mehr schwimmend oder schwebend das Tier wird, je schneller wird der Prothorax.

Fig. 18b. f Die letzten Abdominalsegmente mit Cerci von a Agabus, b Hybius fenestratus, c Hybius sp., d Laccophilus hyalinus, e Rhantus sp., f Colymbetes sp., g Hyphydrus, h Hydaticus sp., i Graphoderes, j Dytiscus sp., k Acilius sulcatus. — Die Serie soll illustrieren, daß die Cerci und die letzten Abdominalsegmente beiden schwimmenden und schwebenden Larven mit Schwimmhaaren reichlich besetzt sind, beiden kriechenden fehlen sie beinahe ganz.

C. Wesenberg Lund

Verlag von Dr. Werner Klinkhardt, Leipzig

INTERNATIONALE REVUE

DER GESAMTEN

HYDROBIOLOGIE UND HYDROGRAPHI

Herausgegeben von B. HELLAND-HANSEN (Bergen), W. A. HERDMAN (Liverpool), G. KARSTEN (Halle), CH. A. KOFOID (Berkeley), L. MANGIN (Paris), SIR JOHN MURRAY (Edinburgh), A. PENCK (Berlin), E. M. WEDDERBURN (Edinburgh), C. WESENBERG-LUND (Hilleröd), R. WOLTERECK (Leipzig) und F. ZSCHOKKE (Basel)

Redigiert von Professor R. WOLTERECK (Leipzig)

Mit dem Erscheinen des 4. Bandes hat die Zeitschrift neue Erweiterungen erfahren, welche die vollständige Ausführung des zugrunde gelegten Programms sichern sollen. Ein Stamm von Beratern und Mitarbeitern in allen Teilen der zivilisierten Welt garantiert ferner eine wirkliche Internationalität des Organs, wie sie für eine wissenschaftliche Zeitschrift von so ausgesprochen synthetischem Charakter notwendig ist.

Das Abonnement kostet pro Band einschließlich einer Biologischen oder Hydrographischen Supplement-Serie M. 30.— Jedes weitere Supplement kostet M. 10.—

Im Zusammenhang mit der INTERNATIONALEN REVUE erschienen:

MONOGRAPHIEN UND ABHANDLUNGEN

zur Internat. Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie

I. Dr. Adolf Pascher, **Chrysomonaden.** (Erster Band der naturwissenschaftlichen Untersuchungen über den Großteich bei Hirschberg in Nordböhmen.) 4°. 66 Seiten mit 3 lithographischen Tafeln. Geh. M. 10.—. (Für Abonnenten der Zeitschrift M. 8.—)

II. Dr. Oßwald Richter, **Die Ernährung der Algen.** 4°. IV und 193 Seiten mit 30 Abbild. Geh. M. 12.—. (Für Abonnenten der Zeitschrift M. 9.60)

III. Dr. V. H. Langhans, **Die Cladoceren.** (Zweiter Band der naturwissenschaftlichen Untersuchungen über den Großteich bei Hirschberg in Nordböhmen.) 101 Seiten mit 23 Abbildungen und 16 Kurven- und 39 Kartentafeln. Geh. M. 25.—. (Für Abonnenten der Zeitschrift M. 20.—)

IV. Prof. Dr. F. Zschokke, **Die Tiefenfauna der Seen Mitteleuropas.** 235 S. m. 1 Karte. Geh. M. 15.—. (Für Abonn. der Zeitschrift M. 12.—)

VERLAG VON Dr. WERNER KLINKHARDT IN LEIPZIG

Buchdruckerei Julius Klinkhardt, Leipzig.

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 00263559 7
nhent QL596.D9W51
Biologische studien ?uber dytisciden.